VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева

ОСНОВЫ МИКОЛОГИИ

Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов







Москва ❖ 2005

АН08

Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. ОСНОВЫ МИКОЛОГИИ: Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учебное пособие. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2005. 220 с.

Учебное пособие включает современные представления о строении, систематике и филогении грибов и грибоподобных организмов. Обсуждается их место в системе живого мира. В пособии приводятся различные, часто дискуссионные представления об объеме и систематике отдельных групп грибов и грибоподобных организмов. Обсуждается ретроспектива взглядов о происхождении, филогении и систематике грибов в целом. Пособие предназначено для студентов и преподавателей кафедр ботаники, микологии и экологии университетов, педагогических, сельскохозяйственных, медицинских и лесохозяйственных вузов, для специалистов в области биотехнологии, фитопатологии, медицинской микологии, лесного хозяйства.

Рекомендовано в качестве учебного пособия Учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию РФ

© Л.В. Гарибова, С.В. Лекомцева, текст, иллюстрации, 2005
© Т-во научных изданий КМК, издание, 2005

ISBN 5-87317-265-X

Предисловие

За последнее десятилетие коренным образом изменились взгляды на положение грибов в системе живого мира, объём этой группы живых организмов и её систему. При выборе системы грибов для данного издания авторы столкнулись со значительными трудностями, связанными с многообразием данных и взглядов отдельных микологов и систематиков на объём и структуру отдельных таксонов и групп грибов и грибоподобных организмов.

Система грибов для учебника или учебного пособия, по нашему мнению, должна отвечать двум требованиям: во-первых, быть относительно стабильной в течение довольно продолжительного времени; во-вторых, современной. Она должна соответствовать результатам последних таксономических исследований, в том числе молекулярных, подтверждающих или корректирующих существование отдельных таксонов, выделенных на основании комплекса морфологических, ультраструктурных и биохимических признаков.

Результаты анализа комплекса морфологических, ультраструктурных, молекулярно-генетических (сравнение первичной структуры 16/18 S рибосомальной РНК) и биохимических признаков нашли отражение в ряде зарубежных учебников, в частности, в четвёртом издании популярного "Введения в микологию" Алексопулоса с соавторами (Alexopoulos et al. "Introductory Mycology", 1996).

Существующие отечественные учебники и учебные пособия по микологии не отражают современных исследований по таксономии грибов. Даже вышедший в 1995 г. перевод немецкого учебника "Микология" Э. Мюллера и В. Леффлера (1992 г.) при всём богатстве фактического материала, его глубоком анализе и обобщении уже не соответствует современным представлениям об объёме и системе грибов.

Данные вышедшего в свет в 1995 г. восьмого издания "Словаря грибов" ("Dictionary of the Fungi", 1995) Дж. Эйнсворта и X. Бисби под редакцией Д. Хауксворта, П. Кирка, Б. Саттона и Д. Пеглера нашли отражение в большинстве публикаций по микологии. Их в значительной степени дополнили материалы монографии О. Кусакина и Д. Дроздова "Филема органического мира" (ч.1, 1994; ч.2, 1998), публикации Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1998), а также ряд отечественных и зарубежных статей и обзоров, в которых система грибов также претерпела вполне обоснованные существенные изменения.

Из царства настоящих грибов (*Fungi*, или *Mycota*) была выделена группа грибоподобных организмов, или "псевдогрибов". В настоящее время эта группа, включающая Оомицеты и Гифохитридиомицеты отнесена к царству *Chromista* s.l., или Страменопила (*Stramenopila*). Многие таксоны изменили свой ранг, объём или даже были включены в другие группы (например, несовершенные, или анаморфные, грибы и лишайники).

В октябре 2001 г. появилось новое девятое издание "Словаря грибов" Дж. Эйнсворта и X. Бисби под редакцией П. Кирка, П. Кеннона, Дж. Дэвида и Д. Сталперса ("Dictionary of the Fungi", 2001), представляющее собой современный справочник по грибам, включающий также лишайники, миксомицеты и дрожжи. Все материалы этого издания скорректированы с информацией, приведенной в девятом издании. В словаре 2001 г. отражены современные представ-

ления о 20 500 таксонах, расширены представления о семействах, порядках грибов и таксонах более высокого ранга, добавлены последние научные данные и библиография о метаболитах и токсинах грибов.

Девятое издание "Словаря грибов" было дополнено:

– современной системой таксонов грибов, подтвержденной данными молекулярных исследований, включая современную классификацию *Ascomycota*;

– современной интеграцией анаморфных родов грибов;

– сравнением системы грибов с системой, приведенной в восьмом издании.

"Словарь грибов" — наиболее популярное издание в мире, широко используемое микологами и другими специалистами. Однако, наряду с приведенной в "Словаре" системой грибов, существуют и другие системы, авторы которых высказывают свои представления о систематике грибов и эволюции отдельных таксономических групп.

Создание отечественного учебного пособия, в котором нашли бы отражение современные представления о грибах, их месте в системе живого мира и систематике, закономерно и целесообразно.

В данном пособии отражены современные тенденции в микологии, обобщены последние данные о строении, размножении, систематике и филогении основных групп, экологии и значении грибов в природе и хозяйственной деятельности человека и представлена система грибов с учетом данных геносистематики. Пособие содержит новейшие научные представления о системе грибов и грибоподобных организмов. При отсутствии современных отечественных учебных пособий по микологии информация, приведенная в настоящем издании, поможет специалистам ориентироваться в обширной группе живых организмов.

Безусловно, данное издание не содержит абсолютно полной информации обо всех современных таксонах грибов и грибоподобных организмов. Здесь представлены, прежде всего, основные наиболее известные порядки и семейства.

Данное пособие предназначено в первую очередь для преподавателей и студентов университетов, педагогических, сельскохозяйственных и медицинских вузов, научных работников, исследования которых связаны с грибами, а также для широкого круга читателей, интересующихся этой разнообразной и уникальной группой живых организмов. Авторы будут признательны читателям за полезные критические замечания и советы.

Грибы: место в системе живого мира, происхождение и эволюция

Грибы — большая группа эукариотных гетеротрофных организмов с абсорбционным (осмотрофным) способом питания, включающая, по данным разных авторов, от 100 000 до 250 000 видов.

Со времён К. Линнея ("Система природы", 1735) грибы традиционно относили к царству растений, куда этот великий систематик поместил их не без значительных сомнений. Однако уже в XIX веке многие ботаники указывали на значительные отличия грибов от растений, и Э. Фриз в 1831 г. предложил выделить грибы в самостоятельное царство живого мира. Но у большинства биологов как в XIX, так и в первой половине XX века этот новый взгляд на грибы поддержки не нашёл.

Бурное развитие физиологии и биохимии, особенно во второй половине XX века, вновь вернуло биологов к вопросу о месте грибов в системе живого мира. Накопленные данные о строении и составе клетки грибов всё более и более ставили под сомнение положение грибов в царстве растений.

Основное отличие грибов от растений заключается в том, что зелёные растения — это автотрофные первичные продуценты, а грибы — гетеротрофные редуценты. Хитиновые оболочки клеток большинства грибов, некоторые черты углеводного и азотного обменов, в результате которых образуются гликоген, серотонин и мочевина — метаболиты, характерные для животной клетки; особый путь синтеза лизина, одной из важнейших аминокислот; состав стеролов — всё это также существенно отличает грибы от растений.

С другой стороны, клетка грибов как гетеротрофных организмов столь же существенно отличается и от животной клетки (имеется в виду в основном клетка *Protozoa*). Основные отличия клеток грибов от простейших — абсорбционный способ питания (всей поверхностью тела), а не голозойный (путем заглатывания пищи); размножение спорами; неподвижность тела (в основном).

Таким образом, характер признаков, сближающих грибы с растениями, и признаков, сближающих их с животными, различен. У грибов и растений общими являются в основном морфологические признаки, а у грибов и животных — физиолого-биохимические. Именно поэтому развитие биохимических исследований, совершенствование их методов поставило под сомнение отнесение грибов к царству растений.

Современные материалы по биохимии и физиологии, ультраструктуре клетки, составу и строению клеточной оболочки грибов позволяют с большой степенью вероятности считать, что грибы по своему строению, характеру обмена и способу питания занимают промежуточное положение между животными и растениями и имеют признаки, как тех, так и других. Отсюда можно предположить, что грибы выделились в самостоятельный ствол живого мира ещё до разделения живых организмов на животных и растения и представляют отдельную эволюционную (филогенетическую) линию эукариот. На этом основании грибы сейчас рассматривают как самостоятельное царство живого мира *Mycota*,

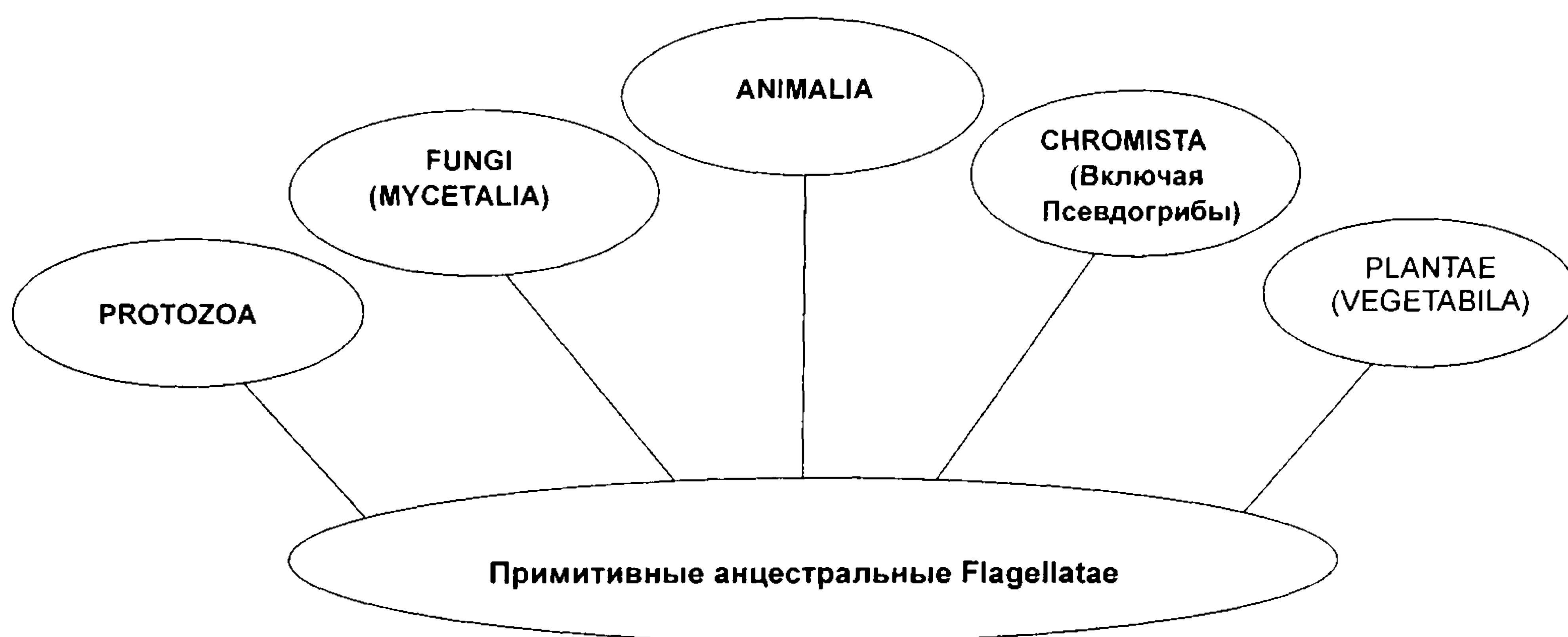


Рисунок 1. Положение грибов в системе живого мира.

Mycetalia, или *Fungi,* занимающее промежуточное положение между царствами животных и растений.

Древность происхождения грибов подтверждается данными по сравнительному изучению цитохромов С в различных группах организмов. Согласно этим данным время дивергенции грибов и животных определяется примерно в 1,1 млрд. лет (Nolan, Margoliash, 1968). При таком подходе наиболее вероятно происхождение грибов от разных групп первично бесцветных жгутиковых организмов — *Flagellatae*[1], обитавших в первичном океане. Таким образом, грибы в целом рассматриваются как полифилетическая группа.

Сравнение нуклеотидных последовательностей 16/18 S рРНК (Kandler, 1994, цит. по: Кусакин, Дроздов, 1998) позволило предположить, что грибы, животные и растения дивергировали из одной точки. Это подтверждает ранее высказанную гипотезу о выделении грибов ещё до основного расхождения живого мира на растения и животные (Moreua, 1953; Sparrow, 1958; Головин, 1964; Whittaker, 1964; Зеров, 1972; Тахтаджян, 1973). Таким образом, в докембрии (протерозой) среди первичных эукариот на уровне морфологических и физиолого-биохимических признаков уже наметилось разделение органического мира на животных, растения и грибы (рис. 1).

На основании этих данных с начала 1970-х гг. грибы стали рассматривать как самостоятельное царство живого мира — Kingdom *Fungi* (*Mycota, Mycetalia*) наряду с царствами животных и растений (Тахтаджян, 1973; Whittaker, Margulis, 1978; Margulis, Schwartz, 1982 и др.). Сумчатые, базидиальные грибы, зигомицеты, хитридиомицеты, оомицеты получили статус самостоятельных отделов.

---

[1] Под названием *Flagellatae* в настоящее время понимается группа простых жгутиковых организмов (окрашенных и бесцветных), занимающих неопределённое систематическое положение между различными царствами эукариотных организмов. Эта группа имеет большое эволюционное значение, так как её предки дали начало царствам растений и животных. Из них же гипотетически выводятся и грибы. Группе не придаётся какого-либо таксономического значения. Однако ввиду её большой филогенетической значимости мы сохраняем за ней латинское название.

Таблица 1. Система грибов (по Olive, 1975 в модификации Л. Гарибовой, 1980)

Царство ***Mycota***	
отдел ***Myxomycota***	
отдел ***Oomycota***	класс*Hyphochytridiomycetes* класс *Oomycetes*
отдел ***Eumycota***	класс *Chytridiomycetes* класс *Zygomycetes* класс *Ascomycetes* класс *Basidiomycetes* класс *Deuteromycetes*

До последнего времени в отечественной литературе, особенно учебной, преобладала слегка модифицированная система Л. Олайва (Olive, 1975), согласно которой в царстве грибов выделяли два отдела: *Eumycota* (с пятью классами) и *Oomycota* (с двумя классами). Эта система соответствовала гипотезе о двух ветвях развития грибов — *Fungi I* (*Eumycota*) и *Fungi II* (*Oomycota*) — в рамках одного царства *Mycota* (Edwards, 1976). Отдел *Myxomycota* Л. Олайв относил к *Protozoa*. В отечественной литературе отдел *Myxomycota* традиционно включался в царство грибов (табл. 1).

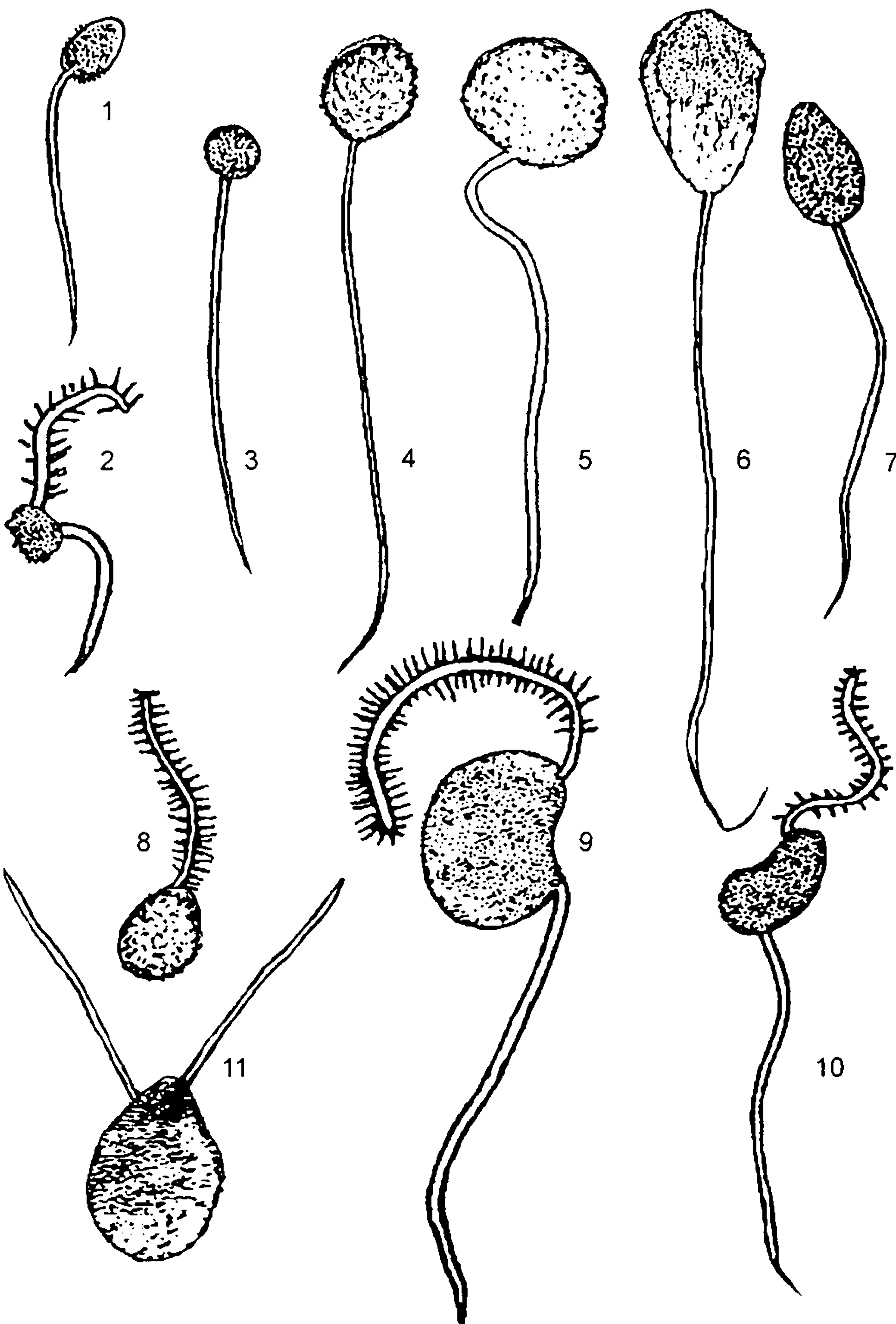


Рисунок 2. Типы подвижных клеток у грибов и грибоподобных организмов (зооспоры, гаметы): 1–7 — одножгутиковая с гладким задним жгутиком; 8 — одножгутиковая с передним перистым жгутиком; 9–10 — двужгутиковая с передним перистым и гладким задним жгутиками; 11 — двужгутиковая с двумя гладкими жгутиками.

Широко распространено мнение, что общее направление эволюции грибов — переход от жизни в водной среде к обитанию на суше. Отсутствие достаточных палеоми-

[1] Микология — наука о грибах от греческого слова "микос"- гриб.

[2] Существуют гипотезы происхождения грибов от водорослей: эвгленовых, красных, части грибов — от жёлто-зелёных, и даже непосредственно от прокариот.

Таблица 2. Состав углеводов клеточных стенок основных таксономических групп грибов.

Основные углеводы	Таксономическая группа
хитин, глюкан	*Chytridiomycota*
хитин, хитозан	*Zygomycota*
хитин, глюкан	*Ascomycota*
хитин, глюкан	*Deuteromycota*
хитин, глюкан	*Basidiomycota*
целлюлоза, хитин	*Hyphochytridiomycota*
целлюлоза, глюкан	*Oomycota*
целлюлоза, гликоген	*Dictyosteliomycota*
полимер галактозы, лектины, целлюлоза	*Myxomycota*

кологических[1] данных, очевидно, надолго оставит эту теорию в ранге гипотезы[2], а её проверка требует изучения максимального количества косвенных филогенетически значимых признаков.

В связи с абсорбционным способом питания и предполагаемым происхождением грибов от жгутиковых организмов наибольшее филогенетическое значение в систематике грибов придаётся наличию или отсутствию у них подвижности, строению подвижных стадий (зооспор, гамет) и составу клеточной стенки. Анализ этих признаков показывает, что среди грибов встречаются как постоянно неподвижные организмы, так и подвижные в вегетативном состоянии или только на определённых стадиях развития (бесполое или половое размножение).

У грибов, имеющих в цикле развития подвижную стадию, встречаются два типа жгутиков: бичевидный гладкий и перистый. Комбинации этих жгутиков и их расположение дают четыре типа подвижных клеток (рис. 2): 1) одножгутиковые клетки с задним гладким бичевидным жгутиком (отдел *Chytridiomycota*); 2) одножгутиковые клетки с одним передним перистым жгутиком (отдел *Hyphochytridiomycota*); 3) двужгутиковые клетки с передним перистым и задним гладким жгутиком: гетероморфные, гетероконтные жгутики (отдел *Oomycota*); 4) двужгутиковые клетки с двумя гладкими бичевидными жгутиками: изоморфные жгутики (отдел *Myxomycota*). Отдельной группой при таком подходе стоят неподвижные грибы — отдел *Eumycota* (классы *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и группа анаморфные грибы).

Столь же неоднороден и полисахаридный состав клеточной стенки у грибов (табл. 2).

В группе неподвижных грибов и у одножгутиковых *Chytridiomycetes* основной компонент клеточной стенки — хитин — полимер аминосахара N-ацетилглюкозамина в сочетании с глюканом, маннаном или хитозаном[1]. У двужгутиковых оомицетов (*Oomycetes*) и одножгутиковых с передним перистым жгутиком гифохитридиомицетов (*Hyphochytridiomycetes*) основной компонент клеточной стенки — целлюлоза. Эти группы также объединяет наличие переднего перистого жгутика и биосинтез лизина через диаминопимелиновую кислоту, что свойственно бактериям и высшим растениям. У остальных грибов биосинтез лизина идет через α–аминоадипиновую кислоту, что характерно для эвгленовых и животных.

[1] Хитозан — полимер N-глюкозамина в отличие от хитина состоит из неацетилированных мономеров.

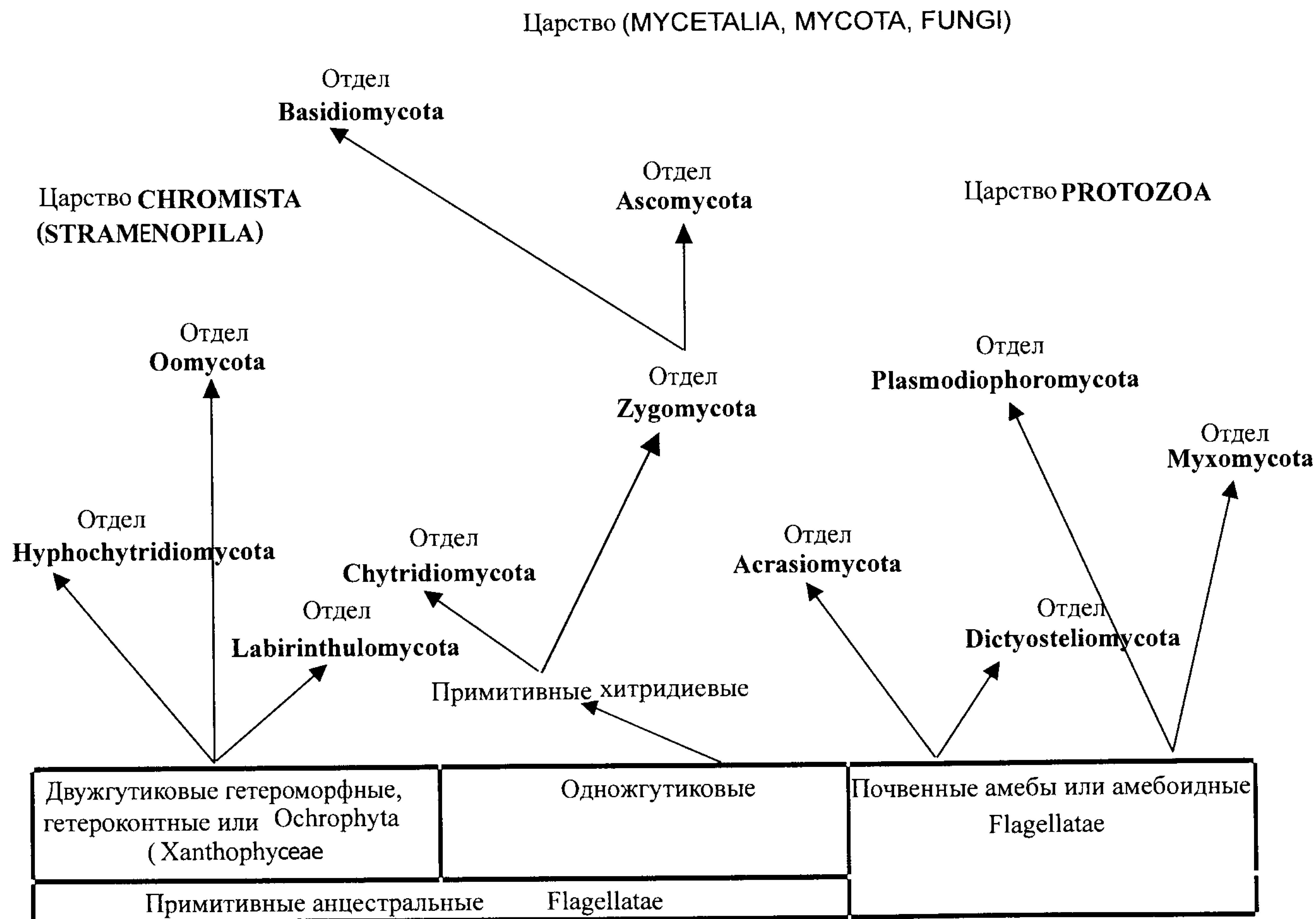


Рисунок 3. Происхождение и филогенез грибов и грибоподобных организмов.

У миксомицетов (отдел *Myxomycota*) в состав оболочки вегетативного тела входит полимер галактозы и лектины, а в оболочки спор и спорангиев — целлюлоза.

По сочетанию основных признаков (подвижность, строение зооспор или гамет, состав клеточной стенки, путь синтеза лизина) в царстве *Mycetalia* (*Mycota, Fungi*) выделяют в настоящее время три самостоятельные эволюционные линии, берущие начало от различных групп древнейших жгутиковых *Flagellatae.* Этим линиям соответствуют три отдела (рис. 3).

Отдел *Oomycota* (оомикота) характеризуется двужгутиковыми зооспорами или гаметами. Один жгутик бичевидный гладкий, направлен назад, второй — перистый и направлен вперёд. Основной компонент клеточной стенки — целлюлоза. Биосинтез лизина идёт через диаминопимелиновую кислоту. Они не синтезируют ациклические полиолы (сахароспирты) и стерины. Для *Oomycota* характерны трубчатая структура крист митохондрий, митоз с центриолями (центрический митоз), типичные диктиосомы. Для обозначения этой группы в настоящее время используют термин "псевдогрибы".

Таблица 3. Отделы и классы грибов (по Dictionary, 2001)[1]

	Царство ***PROTOZOA***	
Отдел ***Acrasiomycota***		
	Класс	*Acrasiomycetes*
Отдел ***Dictyosteliomycota***		
	Класс	*Dictyosteliomycetes*
Отдел ***Myxomycota***		
	Класс	*Myxomycetes*
		Protosteliomycetes
Отдел ***Plasmodiophoromycota***		
	Класс	*Plasmodiophoromycetes*
	Царство ***CHROMISTA***	
Отдел ***Hyphochytriomycota***		
	Класс	*Hyphochytriomycetes*
Отдел ***Labyrinthulomycota***		
	Класс	*Labyrinthulomycetes*
Отдел ***Oomycota***		
	Класс	*Oomycetes*
	Царство ***FUNGI***	
Отдел ***Ascomycota***		
	Класс	*Ascomycetes*
		Neolectomycetes
		Pneumocystidomycetes
		Saccharomycetes
		Schizosaccharomycetes
		Taphrinomycetes
Отдел ***Basidiomycota***		
	Класс	*Basidiomycetes*
		Urediniomycetes
		Ustilaginomycetes
Отдел ***Chytridiomycota***		
	Класс	*Chytridiomycetes*
Отдел ***Zygomycota***		
	Класс	*Trichomycetes*
		Zygomycetes

[1] Окончание -mycota применяется в наименованиях отделов, — mycetes — классов.

В связи с наличием диктиосом и центрического митоза некоторые исследователи связывают происхождение этой группы с водорослями (отделом Ochrophyta, *Xanthophyceae*). Основной класс — *Oomycetes*. К этой же группе относят и класс *Hyphochytridiomycetes*, виды которого имеют один перистый передний жгутик. Вероятно, эти грибы связаны по происхождению с оомицетами, от которых обособились путём потери заднего гладкого жгутика. Потеря отдельных жгутиков или даже целиком подвижных стадий в процессе эволюции у флагеллят, грибов и водорослей — явление достаточно частое.

Многие исследователи выделяют гифохитридиомицетов в самостоятельный отдел *Hyphochytridiomycota*.

Отдел *Eumycota* (эумикота, или настоящие грибы) в основном объединяет неподвижные грибы, не имеющие в цикле развития зооспор или гамет. Подвижные стадии у отдельных представителей отдела представлены клетками с одним гладким бичевидным жгутиком, направленным назад. Основной компонент клеточной стенки — хитин. Биосинтез лизина осуществляется через а–аминоадипиновую кислоту. Для большинства из них характерен синтез сахароспиртов (например, маннита, кроме *Zygomycetes*) и стеринов.

Этот отдел включает основную часть грибов — четыре класса. Класс *Chytridiomycetes* имеет подвижные стадии. Представители остальных трех классов (*Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes*) и группы анаморфных грибов только с бесполым типом размножения подвижных стадий в цикле развития не имеют. В основе выделения этих классов лежит тип полового процесса.

Отдел *Myxomycota* (миксомикота) включает организмы, вегетативное тело которых — голый многоядерный протопласт, способный к амебоидному движению по субстрату. У *Myxomycota* сложный цикл развития, в котором имеются подвижные стадии с двумя гладкими жгутиками. Существует предположение, что представители отдела происходят от амебоидных флагеллят — особой группы организмов, обычно быстро теряющих жгутики в процессе вегетативного роста и переходящих к амебоидному движению. Этот отдел по особенностям цикла развития включает, по мнению разных исследователей, от трёх до пяти классов.

Всё изложенное позволяет с достаточной степенью вероятности предположить наличие у грибов в традиционном понимании трёх самостоятельных по происхождению стволов (рис. 3).

Однако в последнее десятилетие традиционное понимание объема царства грибов претерпело значительные изменения. Эти организмы Т. Кавалье-Смитом (Cavalier-Smith, 1991, 1998) и Баром (Barr, 1992) были не только разделены на три самостоятельных эволюционных ствола, но и распределены по трём царствам.

В царство *Protozoa* в качестве четырёх отделов были включены организмы, объединённые ранее в группу "миксомицеты" (табл. 3).

В царство *Chromista* наряду с бурыми, золотистыми, жёлто-зелёными, диатомовыми водорослями, а также некоторыми протистами включены три отдела грибоподобных организмов, или "псевдогрибов" — *Hyphochytridiomycota, Oomycota* и *Labyrinthulomycota*. Представители этих отделов интерпретируются как вторично бесцветные, потерявшие хлорофилл организмы, входящие в подцарство *Heterocontae*, связанные по происхождению с жёлто-зелёными водорослями. Организмы этого царства имеют митохондрии в основном с трубчатыми кристами; перистые жгутики (с трёхчленными жгутиковыми волосками,

Таблица 4. Основные признаки отделов грибов и грибоподобных организмов.

Царства ***Отделы***	***Mycota — Fungi*** ***Chytridiomycota*** ***Zygomycota*** ***Basidiomycota*** ***Ascomycota***	***Chromista*** ***Oomycota*** ***Hyphochytridiomycota*** ***Labyrinthulomycota***	***Protozoa*** ***Myxomycota*** ***Plasmodiophoromycota*** ***Acrasiomycota*** ***Dictyosteliomycota***
		ПРИЗНАКИ **Морфологические**	
Подвижная стадия	отсутствует, за исключением Chytridiomycota с 1 гладким жгутиком	двужгутиковая гетероморфная за исключением Hyphochytridiomycota с 1 перистым жгутиком	двужгутиковая изоморфная
Таллом	ризомицелий неклеточный, клеточный мицелий	ризомицелий несептированный мицелий, сетчатый плазмодий	плазмодий
		Биохимические	
Полисахаридный состав клеточной стенки	хитин + глюкан за исключением Zygomycota, где хитин + хитозан целлюлозы нет	целлюлоза + глюкан, у Hyphochytridiomycota (целлюлоза + хитин), у Labyrinthulomycota	целлюлоза целлюлоза целлюлозы нет целлюлозы нет
Запасные вещества	гликоген	миколаминарин	гликоген за исключением Acrasiomycota и Dictyosteliomycota
Синтез лизина	через ААП*)	через ДАП**) (у Labyrinthulomycota лизин не образуется)	через ААП
		Ультраструктурные	
Плоидность таллома	n, n + n	2 n, за исключением Hyphochytridiomycota и Labyrinthulomycota	2 n, за исключением Acrasiomycota и Dictyosteliomycota
Смена ядерных фаз	+	+	+ за исключением Acrasiomycota
Тип митоза	нецентрический за исключением Chytrydiomycota без центриолей	центрический с центриолями	центрический с центриолями
Кристы митохондрий	пластинчатые	трубчатые	трубчатые, за исключением Acrasiomycota с дисковидными
Диктиосомы	-	+	?

*) через а- аминоадипиновую кислоту; **) — диаминопимелиновую кислоту

или **мастигонемами**); их клеточная стенка чаще содержит целлюлозу, и в ней отсутствует хитин и присутствует β–глюкан (табл. 4). Ультраструктурные исследования последних лет и данные молекулярной филогении позволяют также предположить происхождение псевдогрибов не от потерявшей хлоропласты окрашенной водоросли, а от общего с ней бесцветного первичного монадного предка.

Ряд исследователей выделяет часть организмов царства *Chromista* s. str. в самостоятельное царство *Stramenopila*, куда помещает, наряду с бурыми и диатомовыми водорослями, три отдела "псевдогрибов" — *Oomycota*, *Hyphochytridiomycota* и *Labyrinthulomycota* (M. Dick, цит. по: "Dictionary of the Fungi", 1995). Это последнее царство включает протистов в понимании Л. Маргелис (1981) — с трубчатыми кристами митохондрий и трубчатыми волосками (мастигонемами), расположенными на жгутиках (Patterson, 1989).

Царство настоящих грибов *Fungi*, или *Mycota*, включает четыре отдела: *Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota* и *Basidiomycota* (табл. 3). Именно эта система в основном принята в настоящем издании. В некоторых системах в это царство в ранге самостоятельного отдела *Mycophycophyta* добавляются лихенизированные грибы (лишайники) (Маргелис, 1983). Таким образом, по сравнению с системой, распространённой в отечественной учебной и прикладной микологической литературе, и системой "Dictionary of the Fungi" 1983 г., последние изменения в значительной степени коснулись таксонов высокого ранга и в основном заключались в повышении их таксономического статуса (табл. 3).

Надо иметь в виду, что изменения в системах грибов отражают кардинальные перемены во взглядах на происхождение, эволюцию и филогенетические связи между таксономическими группами. Это связано с новыми данными по биохимии грибов и грибоподобных организмов, по составу и строению их клеточной стенки, ультраструктуре клетки и, что особенно важно, структуре генома (табл. 4).

Обсуждение этого материала предлагается после изучения основного материала в конце книги в главе "Ретроспектива взглядов и гипотез об объеме, происхождении и эволюции грибов и грибоподобных организмов в конце XX – начале XXI века".

В настоящем издании принята следующая система грибов и грибоподобных организмов.

Царство *CHROMISTA*
Подцарство *HETEROCONTAE*
Грибоподобные организмы

Отдел *Labyrinthulomycota* — Лабиринтуломикота, или **сетчатые слизевики**

класс *Labyrinthulomycetes* — Лабиринтуломицеты

класс *Thraustochytridiomycetes* — Траустохитридиомицеты

Отдел *Hyphochytridiomycota* — Гифохитридиомикота

класс *Hyphochytridiomycetes* — Гифохитридиомицеты

Отдел *Oomycota* — Оомикота

класс *Oomycetes* — Оомицеты

Царство *FUNGI* (*MYCOTA, MYCETALIA*) — **Настоящие грибы**

Отдел *Chytridiomycota* — Хитридиомикота

класс *Chytridiomycetes* — Хитридиомицеты

Отдел *Zygomycota* — Зигомикота

класс *Zygomycetes* — Зигомицеты

класс *Trichomycetes* — Трихомицеты

Отдел *Ascomycota* — Аскомикота, или сумчатые грибы

класс *Archiascomycetes* — Археаскомицеты

класс *Hemiascomycetes* — Гемиаскомицеты, или Голосумчатые

класс *Ascomycetes* (= *Euascomycetes*) — Эуаскомицеты, настоящие сумчатые, или плодосумчатые

класс *Loculoascomycetes* (= *Dothideomycetes*) — Локулоаскомицеты

Отдел *Basidiomycota* — Базидиомикота

класс *Basidiomycetes* — Базидиомицеты

подкласс *Homobasidiomycetidae* — Гомобазидиомицеты

подкласс *Heterobasidiomycetidae* — Гетеробазидиомицеты

класс *Urediniomycetes* — Урединиомицеты

класс *Ustilaginomycetes* — Устилагиномицеты

Анаморфные, несовершенные, или **митоспоровые грибы**

Лишайники, или **лихенизированные грибы**

класс *Ascolichenes* — Аскомицетные лишайники

класс *Basidiolichenes* — Базидиомицетные лишайники

Царство *PROTOZOA*

Отдел *Myxomycota*[1] — Миксомикота , или Слизевики

класс *Ceratiomyxomycetes* — Церациомиксомицеты

класс *Myxomycetes* — Миксомицеты

класс *Protosteliomycetes* — Протостелиомицеты

Отдел *Plasmodiophoromycota* — Плазмодиофоровые

класс *Plasmodiophoromycetes* — Плазмодиофоромицеты

Отдел *Dictyosteliomycota* — Диктиостелиомикота

класс *Dictyosteliomycetes* — Диктиостелиомицеты

Отдел *Acrasiomycota* — Акразиевые, или Клеточные слизевики

класс *Acrasiomycetes* — Акразиомицеты

Строение грибов

Вегетативные структуры

Типичное вегетативное тело, или таллом (трофическая стадия), большинства грибов, **мицелий**, представляет собой систему ветвящихся трубок, **гиф**, с апикальным ростом и боковым ветвлением (рис. 4). Мицелий может быть клеточный и неклеточный.

[1] *Mycetozoa* (А. де Бари, 1887). Отнесение к царству *Protozoa* миксомицетов и сходных с ними по жизненным формам организмов приводит к применению к ним в ряде работ таксонов (тип, отряд) и их окончаний, принятых в таксономии животных (Кусакин, Дроздов, 1997; Глущенко и др., 2002). Авторы настоящего издания принимают таксономию "Dictionary of the fungi", 2001.

Неклеточный мицелий лишён перегородок. В течение его роста деления ядер происходят в нём без образования клеточных перегородок — **септ**, что ведёт к развитию большой массы цитоплазмы, содержащей много ядер. Эта многоядерность, или **ценоцитичность** мицелия грибов пространственно ограничена в своем разрастании клеточными стенками гиф. Ценоцитический мицелий фактически представляет собой одну гигантскую многоядерную клетку. Он характерен для ряда представителей отдела хитридиомикота, а также для представителей отделов оомикота и зигомикота (рис. 5, *1*).



Рисунок 4. Клеточный мицелий, фото СЭМ. увел.х 5000.

Другой тип вегетативного тела грибов — **клеточный**, или **септированный**, мицелий, разделённый перегородками на одно-, дву- или многоядерные клетки. Он характерен для сумчатых, базидиальных и несовершенных, или анаморфных грибов (рис. 5, *2*). Септы могут формироваться и на неклеточном мицелии, обычно это происходит при повреждении мицелия или при образовании репродуктивных органов. При делении клетки септа врастает с боков к центру. В центре септы обычно остаётся пора, через которую из клетки в клетку перемещаются питательные вещества и некоторые клеточные органеллы.

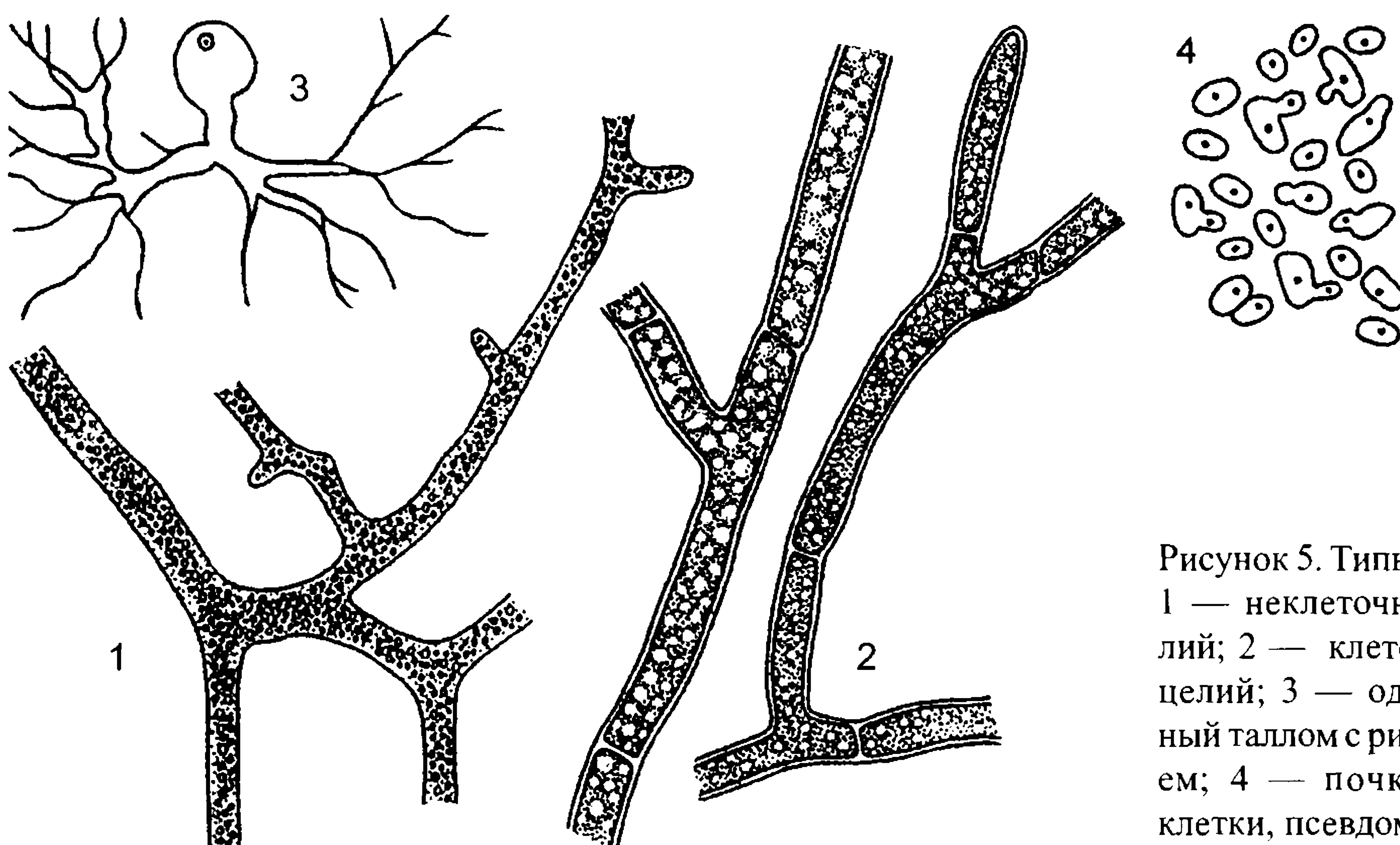


Рисунок 5. Типы мицелия: 1 — неклеточный мицелий; 2 — клеточный мицелий; 3 — одноклеточный таллом с ризомицелием; 4 — почкующиеся клетки, псевдомицелий.

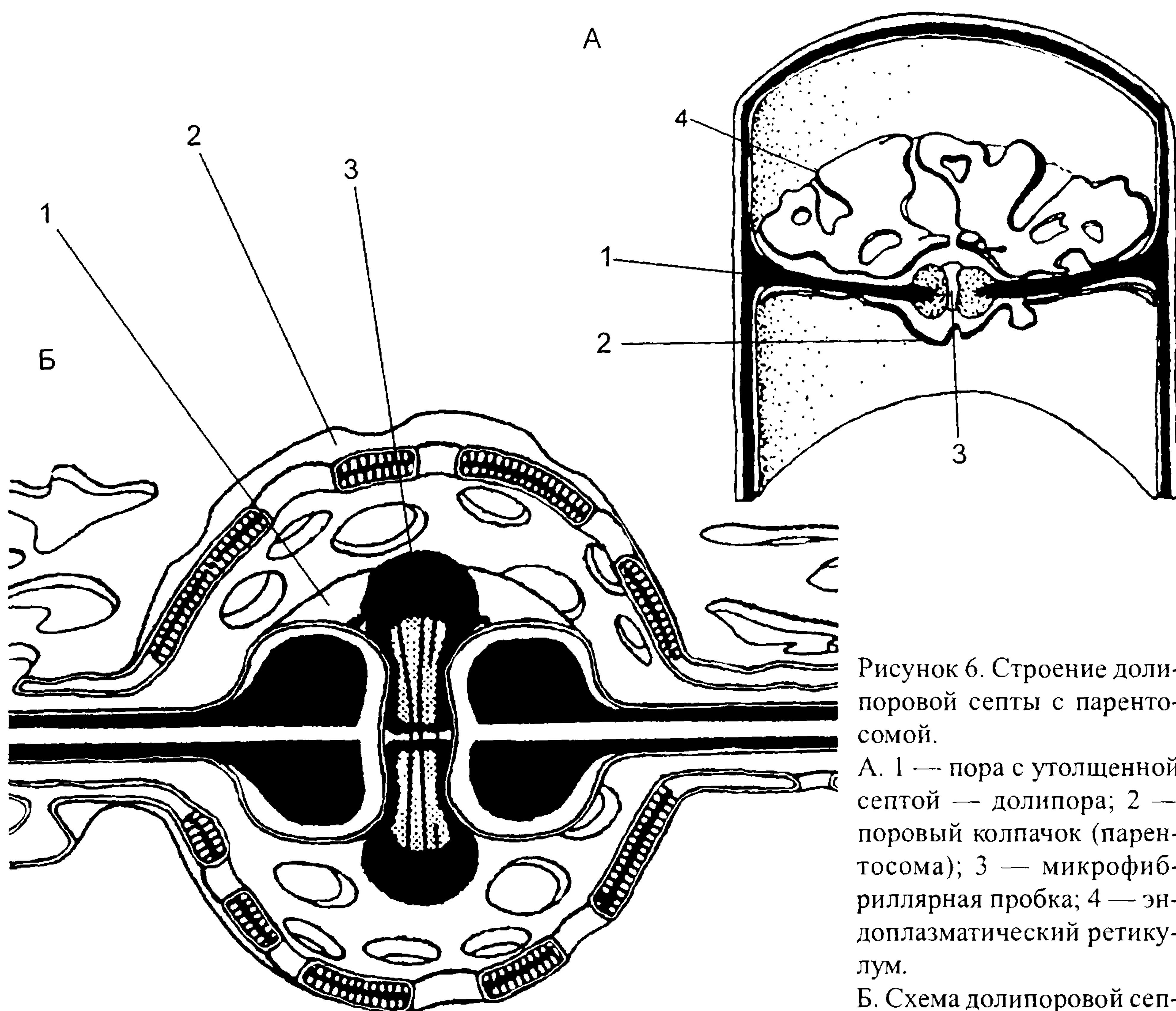


Рисунок 6. Строение долипоровой септы с парентосомой.

А. 1 — пора с утолщенной септой — долипора; 2 — поровый колпачок (парентосома); 3 — микрофибриллярная пробка; 4 — эндоплазматический ретикулум.

Б. Схема долипоровой септы с парентосомой.

У некоторых грибов, например у хитридиевых (*Chytridiomycota*) септа перфорирована многочисленными микропорами — **микропоровая септа**. У большинства грибов в поперечной перегородке имеется одна центральная пора, при этом септа утоньшается по направлению к поре — **простая септа**, распространённая у сумчатых грибов (аскомикота). У базидиальных грибов и у высших, наиболее высокоорганизованных зигомикота септа утолщается по направлению к поре — **долипоровая септа.** Пора такой септы у некоторых базидиальных грибов несёт поровый колпачок — **парентосому** (рис. 6). Детали строения септ и характер пор можно выявить только с помощью электронного микроскопа.

Мицелий, пронизывающий субстрат, всей поверхностью абсорбционно поглощающий из него питательные вещества и выделяющий продукты своего обмена, называют **субстратным мицелием**. Часть мицелия, располагающаяся на поверхности субстрата или над субстратом, составляет поверхностный, или **воздушный, мицелий**, на котором обычно образуются органы размножения грибов.

Существуют и немицелиальные грибы. У части хитридиевых и у гифохитридиевых, являющихся в основном внутриклеточными паразитами водорослей и водных грибов, таллом одноклеточный, микроскопический, иногда даже лишённый в вегетативном состоянии клеточной стенки, которая образуется только при формировании репродуктивных органов. Клетка бывает сферической,

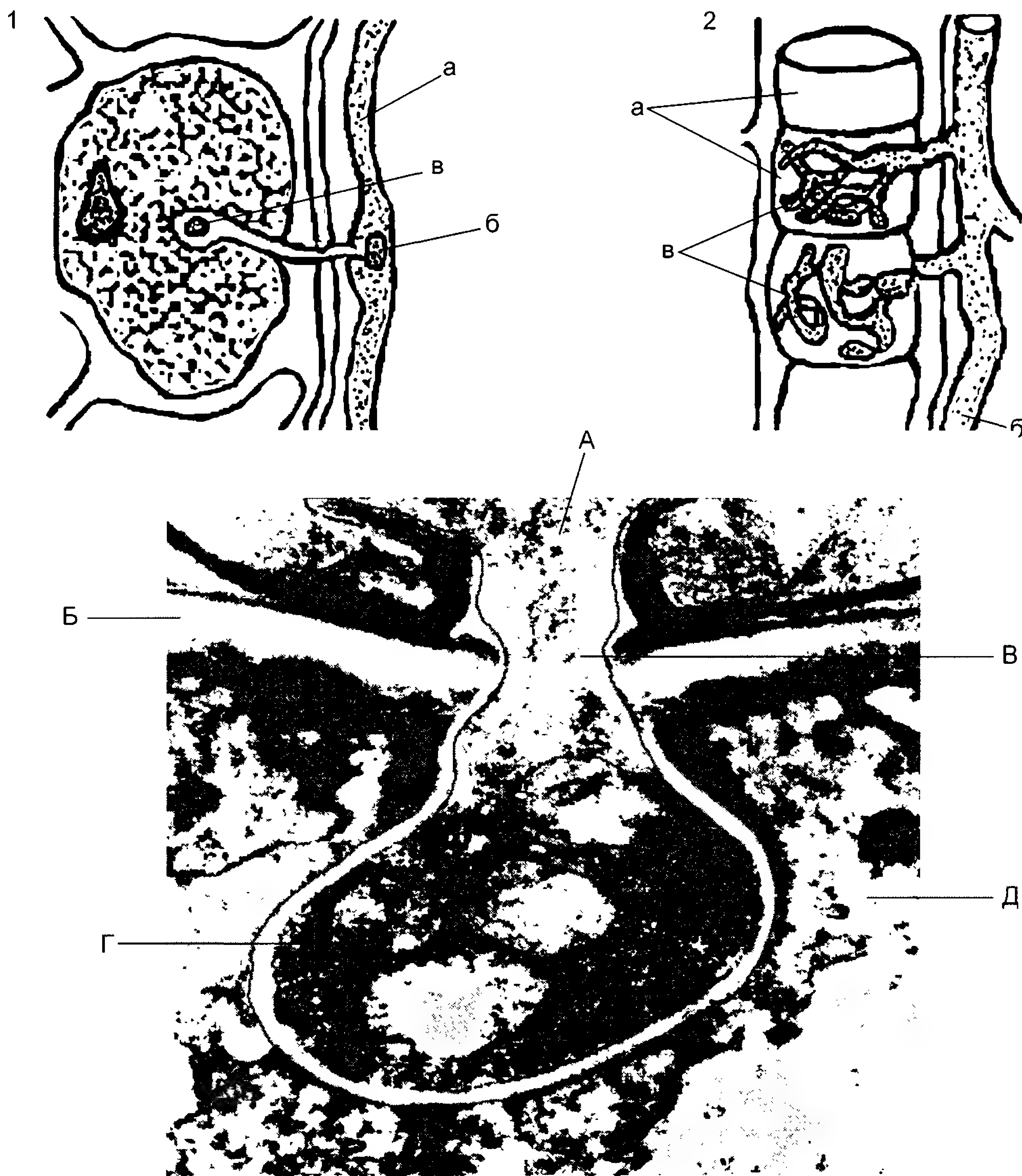


Рисунок 7. Гаустории паразитных грибов.

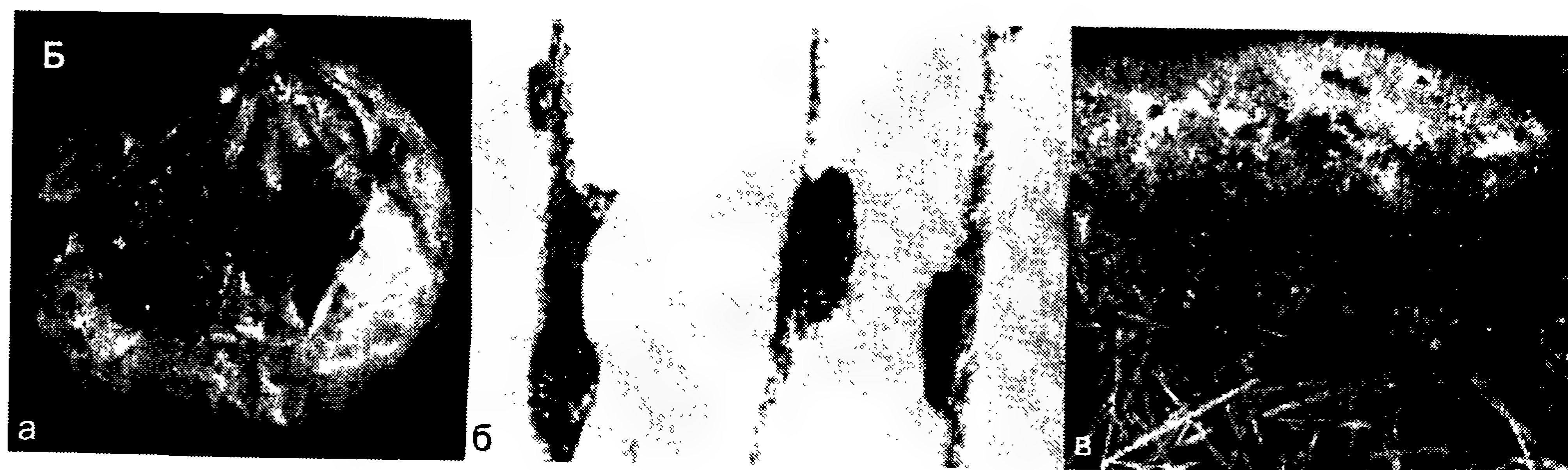
1. Внедрение в клетку растения-хозяина: а — гифа гриба в межклетниках; б — инфекционный вырост; в — аппрессорий.

2. Гаустория в клетке растения-хозяина: а — клетки растения-хозяина; б — гифа гриба; в — гаустории.

3. Гаустория в клетке растения-хозяина: А — аппрессорий, примыкающий к клеточной стенке хозяина; Б — клеточная стенка; В — шейка гаустории; Г — тело гаустории в клетке хозяина; Д — клетка растения хозяина (ТЭМ, фото).

эллипсоидальной или неправильной формы размером от нескольких микрометров до нескольких сотен микрометров по большему диаметру.

У некоторых грибов из этих групп от такой клетки отходят тонкие разветвлённые нитевидные структуры, лишённые собственных ядер, — **ризомицелий**, пронизывающий субстрат. Ризомицелий можно рассматривать как зачаточный мицелий, эволюционную ступень к настоящему неклеточному мицелию



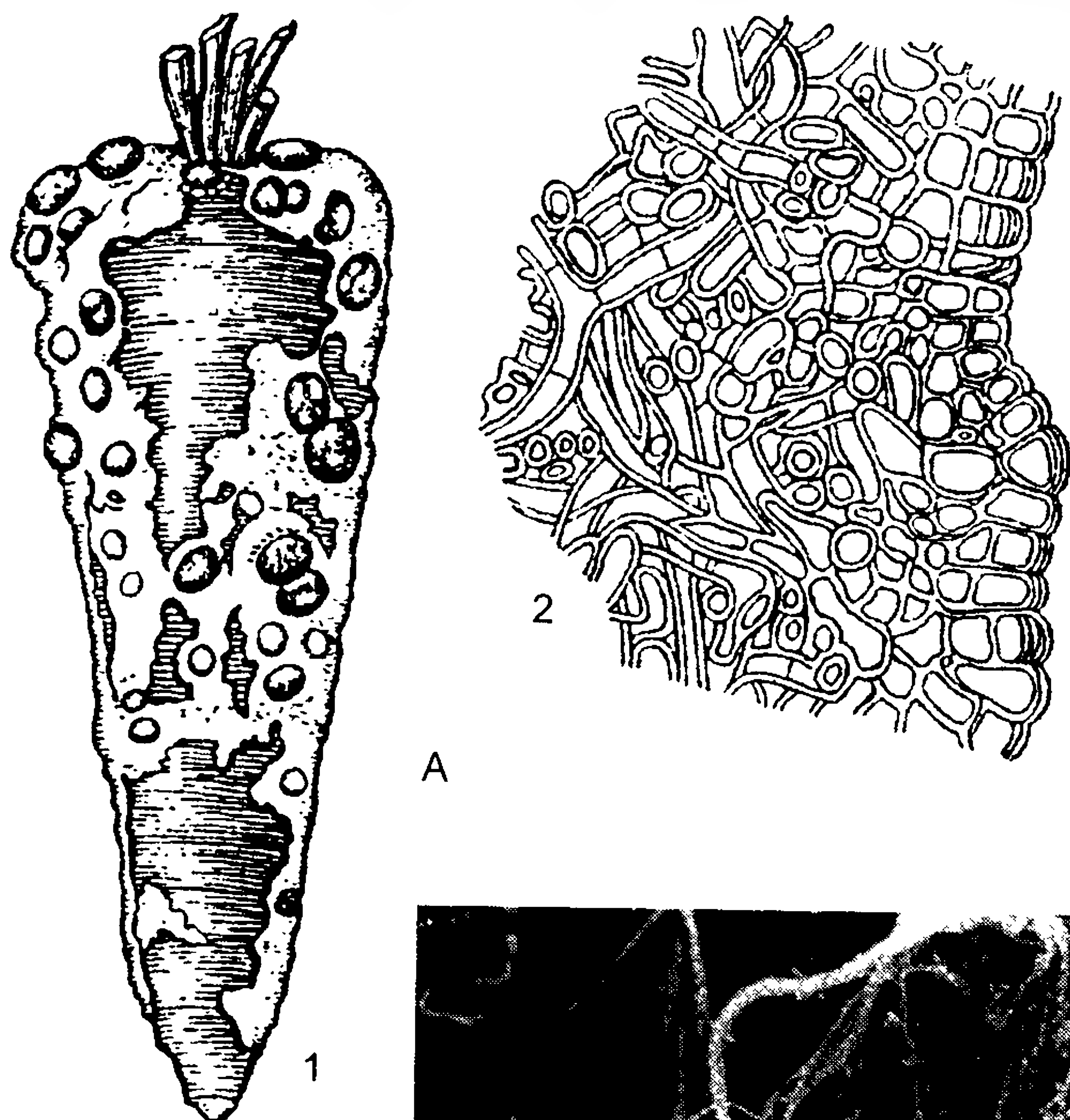
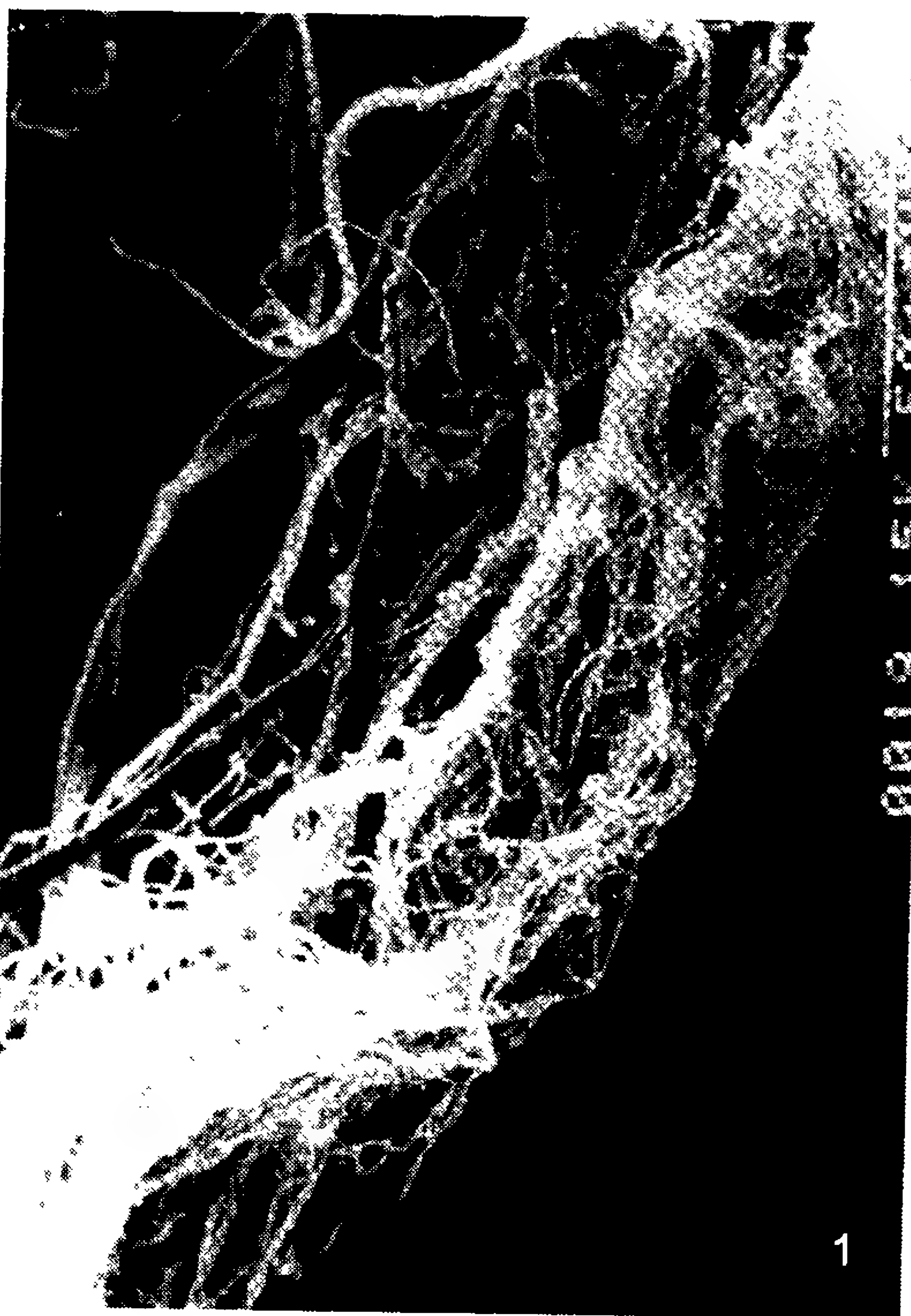


Рисунок 8. Склероции грибов: А — пораженный корнеплод моркови с мицелием гриба и склероциями. 1 — внешний вид, 2 — разрез склероция. Б — склероции: на плодах (а), стеблях (б) и корнях (в) растений.



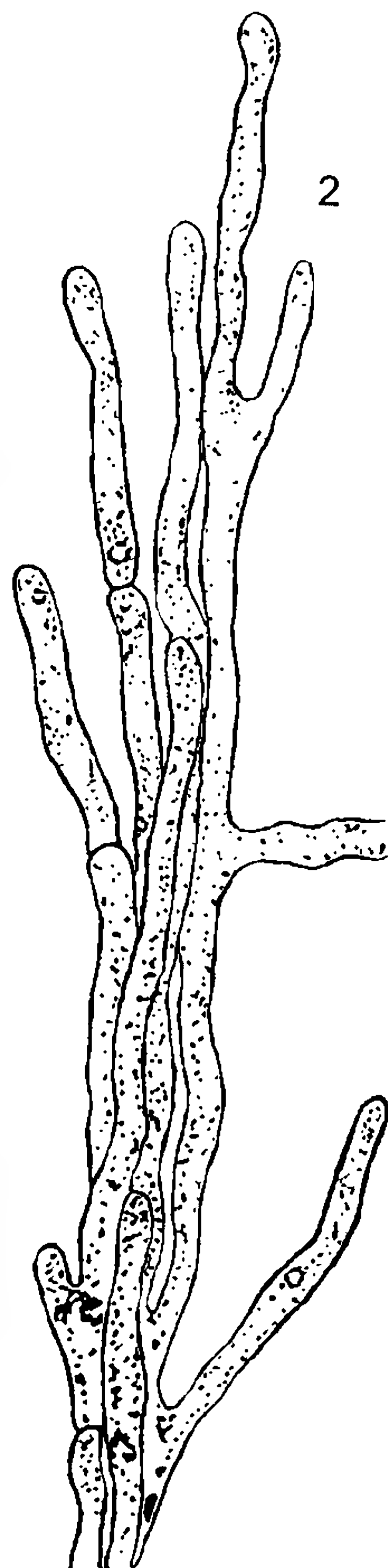


Рисунок 9. Мицелиальный тяж шампиньона двуспорового: 1 — фото СЭМ, увел. х 500; 2 — рисунок, увел. х 60.

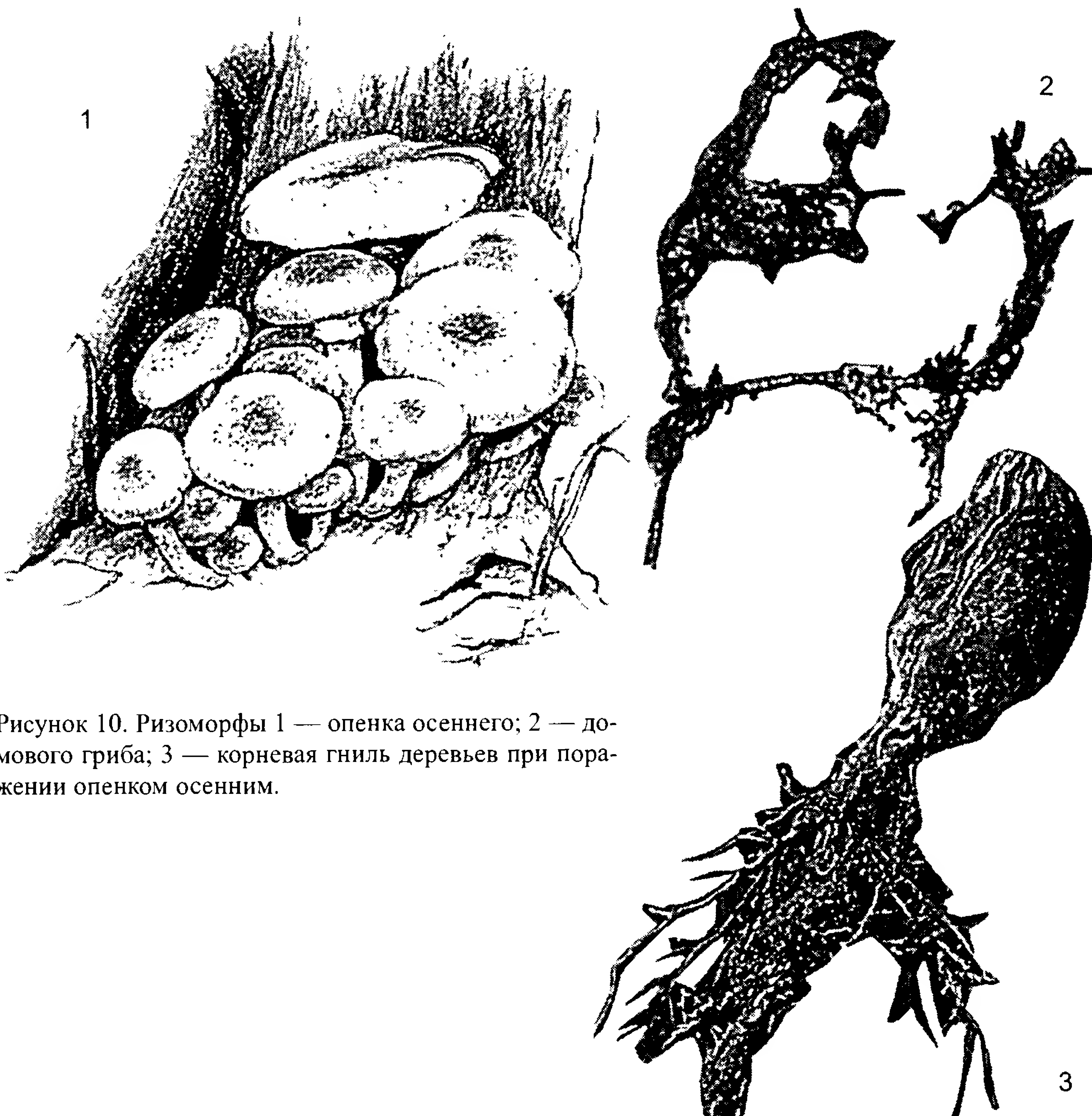


Рисунок 10. Ризоморфы 1 — опенка осеннего; 2 — домового гриба; 3 — корневая гниль деревьев при поражении опенком осенним.



Рисунок 11. Анастомозы между гифами ножки опенка серно-желтого. СЭМ увел. х 300.

(рис. 5–3). При образовании ризомицелия может развиваться только одна клетка, содержащая ядро, которая в дальнейшем становится центром образования ризомицелия и развития репродуктивных органов. Это **моноцентрический ризомицелий**. Если у особи имеется несколько центров образования ризомицелия и, соответственно, несколько центров формирования репродуктивных органов — это **полицентрический ризомицелий**.

У видов одноклеточных грибов без ризомицелия всё вегетативное тело идёт на формирование репродуктивных органов — **холокарпические** виды. У видов, имеющих ризомицелий, обычно при образовании репродуктивных органов часть таллома не используется — **эукарпические** виды. Такие одноклеточные талломы могут находиться целиком внутри субстрата — **интраматрикальные**, или на его поверхности, погружая в субстрат только ризомицелий, — **экстраматрикальные** виды.

У некоторых грибов, например дрожжей, относящихся, в основном, к классу сумчатых, вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками. Если такие почкующиеся клетки не расходятся, то образуется псевдомицелий (рис. 5, *4*).

Вегетативный мицелий грибов может образовывать различные, часто довольно сложные структуры, выполняющие различные функции. Так, гифы многих паразитных грибов могут формировать расширенные, плотно прилегающие к стенке хозяина клетки, напоминающие присоски — **аппрессории**, от которых отходят внутрь клеток растения-хозяина особые, часто разветвлённые выросты — **гаустории**, с помощью которых происходит питание гриба содержимым отдельных клеток (рис. 7).

Широко распространены в разных группах грибов **склероции** — плотные переплетения мицелия, служащие для перенесения неблагоприятных условий. Обычно склероции тёмно окрашенные, так как наружные слои клеток толстостенные и пигментированные, а внутренние — тонкостенные, светлоокрашенные и богатые запасными питательными веществами (например, склероций возбудителя белой гнили овощных культур или чёрно-фиолетовый рожок спорыньи в колосе ржи) (рис. 8, 73, *1*). Некоторые грибы образуют склероции, пронизывая и мумифицируя ткань хозяина — растения или животного. В этом случае склероций состоит из ткани хозяина и гиф гриба и повторяет форму хозяина (например, склероций возбудителя плодовой гнили яблок в виде чёрного плода, или склероций гриба кордицепса, паразитирующего на гусеницах, сохраняет форму гусеницы и т. д.) (рис. 74). Такие склероции называют **псевдосклероции**.

Близки к склероциям **стромы** — менее плотные сплетения мицелия, обычно защищающие плодовые тела сумчатых грибов, Например, оранжевые головки на проросшем склероции возбудителя спорыньи — это стромы, в которые погружены микроскопические плодовые тела этого гриба (рис. 73, *2, 3*).

У многих грибов есть структуры, выполняющие проводящие функции. Это **мицелиальные тяжи** (рис. 9) и **ризоморфы** (рис. 10). Мицелиальные тяжи состоят из гиф, расположенных параллельно и местами плотно прижатых друг к другу. Между отдельными гифами могут быть мицелиальные мостики, **анастомозы** (рис. 11). На мицелиальных тяжах, находящихся в почве, формируются зачатки, а затем и сами плодовые тела шляпочных грибов. Тяжи всегда можно найти на основаниях ножек шляпочных грибов. Хорошо развитые тяжи, у кото-

рых наружные гифы имеют утолщённые, обычно тёмно окрашенные стенки, выполняющие защитную функцию, и внутренние — тонкостенные, выполняющие собственно проводящую функцию, называются **ризоморфами** (рис. 10). Их толщина 4–7 мм, а в длину они могут достигать нескольких метров, что способствует распространению гриба по субстрату. Такие ризоморфы известны у настоящего домового гриба — активнейшего разрушителя деревянных построек и у опёнка осеннего, у которого они и были впервые описаны (рис. 10, *1, 2*).

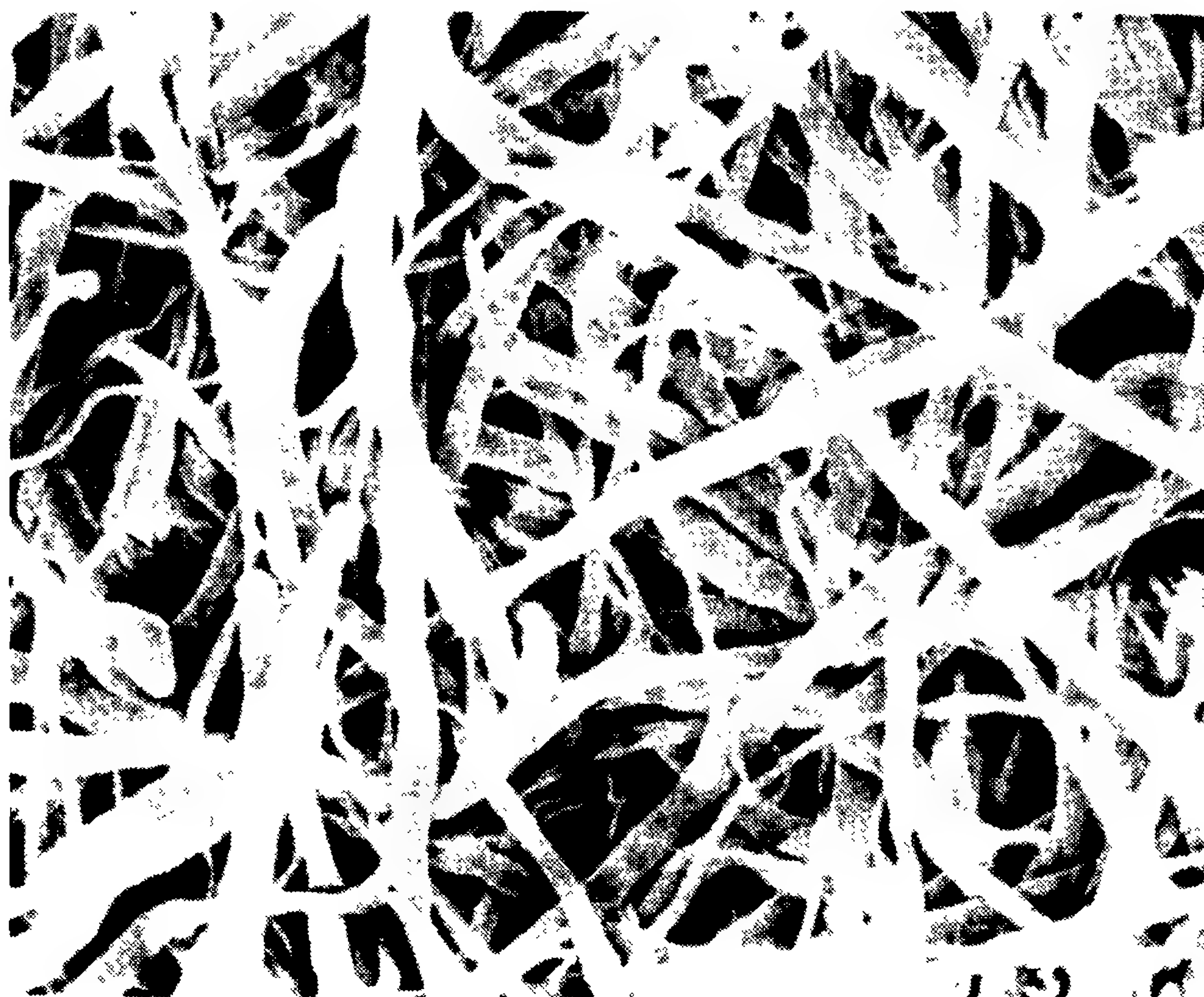


Рисунок 12. Строение плектенхимы шляпки опенка серно-желтого. СЭМ, увел. х 750.

При плотном переплетении гиф у грибов образуется ложная ткань, **плектенхима**. Из такой ткани состоят плодовые тела шляпочных грибов (рис. 12). Плектенхима отличается (по происхождению и строению) от настоящей ткани **паренхимы**, которая возникает в результате деления клеток. Настоящая ткань встречается у грибов очень редко, например, в группе паразитирующих на насекомых лабульбениевых грибов из класса сумчатых таллом состоит из настоящей паренхимы (рис. 75).

Клетка

Вегетативные клетки грибов, за исключением самых примитивных, хитридиомикот и гифохитридиомикот, имеют клеточную оболочку, толщиной около 0,2 мкм. Она имеет сложную структуру из нескольких слоёв, состоящих из аморфного матрикса и микрофибрилл. Клеточная стенка грибов содержит до 80–90 % полисахаридов, связанных с белками и липидами и, в ряде случаев, с пигментами. Аморфный матрикс состоит преимущественно из глюканов, а микрофибриллярные (скелетные) компоненты клеточной стенки — из целлюлозы (у оомикот), хитина (у зигомикот, аскомикот, базидиомикот и анаморфных грибов) и из хитина и целлюлозы (у гифохитридиомикот) (рис. 13). У многих дрожжей скелетная часть клеточной стенки состоит из глюканов. Кроме того, у грибов с дрожжеподобным ростом вне зависимости от систематического положения количество хитина в клеточных стенках снижено.

В молодых гифах цитоплазма заполняет всю полость клетки, и цитоплазматическая мембрана (плазмалемма) прижата к клеточной стенке за исключением случайных отхождений. Роль цитоплазматической мембраны — поддержание в клетке осмотического давления и определенного электрического потенциала. Между клеточной оболочкой и плазмалеммой располагаются мемб-

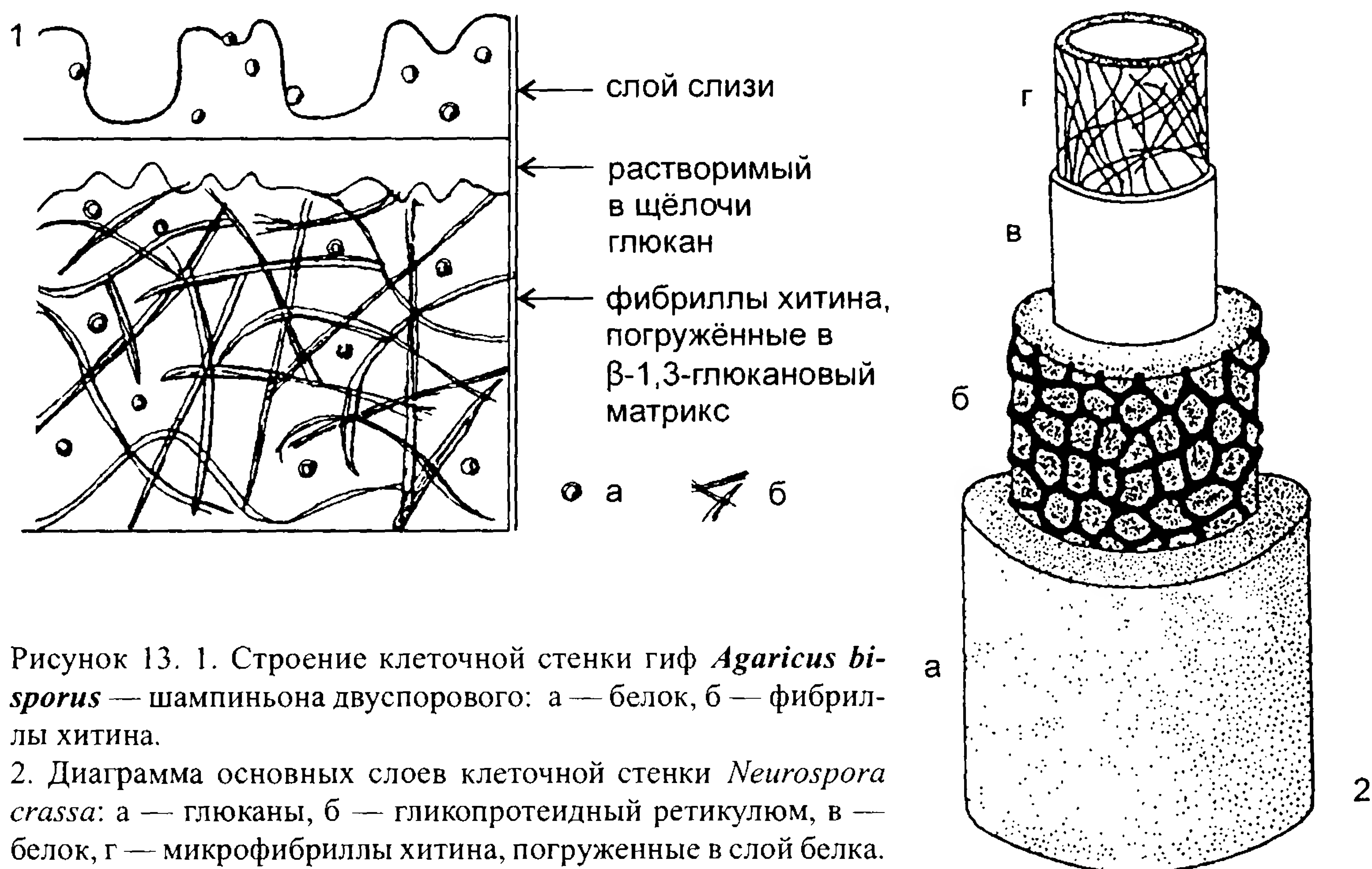


Рисунок 13. 1. Строение клеточной стенки гиф ***Agaricus bisporus*** — шампиньона двуспорового: а — белок, б — фибриллы хитина.

2. Диаграмма основных слоев клеточной стенки *Neurospora crassa*: а — глюканы, б — гликопротеидный ретикулюм, в — белок, г — микрофибриллы хитина, погруженные в слой белка.

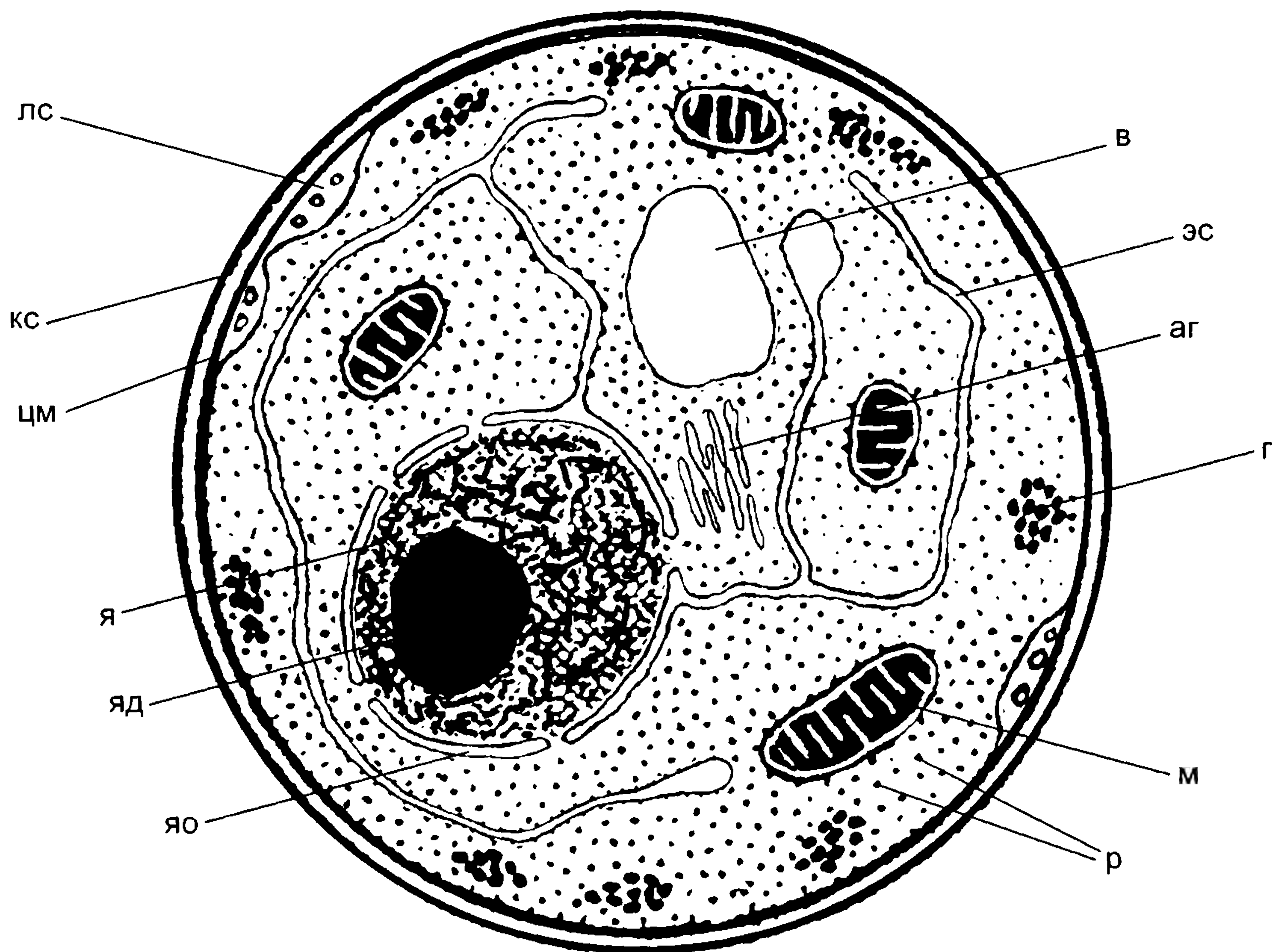


Рисунок 14. Схема строения клетки грибов (по данным электронной микроскопии): кс — клеточная стенка, я — ядро, яо — ядерная оболочка, яд — ядрышко, р — рибосомы; м — митохондрии; цм — цитоплазматическая мембрана (плазмалемма); лс — ломасомы; аг — аппарат Гольджи (диктиосомы), эс — эндоплазматическая сеть, ц — цитоплазма, в — вакуоль, г — гликоген.

ранные структуры, имеющие вид многочисленных пузырьков, **ломасомы** (рис. 14).

Внутренний слой цитоплазмы, **эндопласт**, содержит систему мембран и полостей, называемую **эндоплазматической сетью**, которая или расположена свободно по всему объёму клетки (у большинства грибов), или, что встречается значительно реже, может быть сконцентрирована в отдельных частях клетки. Положение сети внутри клетки зависит от вида или стадии развития гриба. По сети канальцев, образуемых мембранами эндоплазматической сети, происходит движение веществ от наружной клеточной мембраны к мембране ядра.

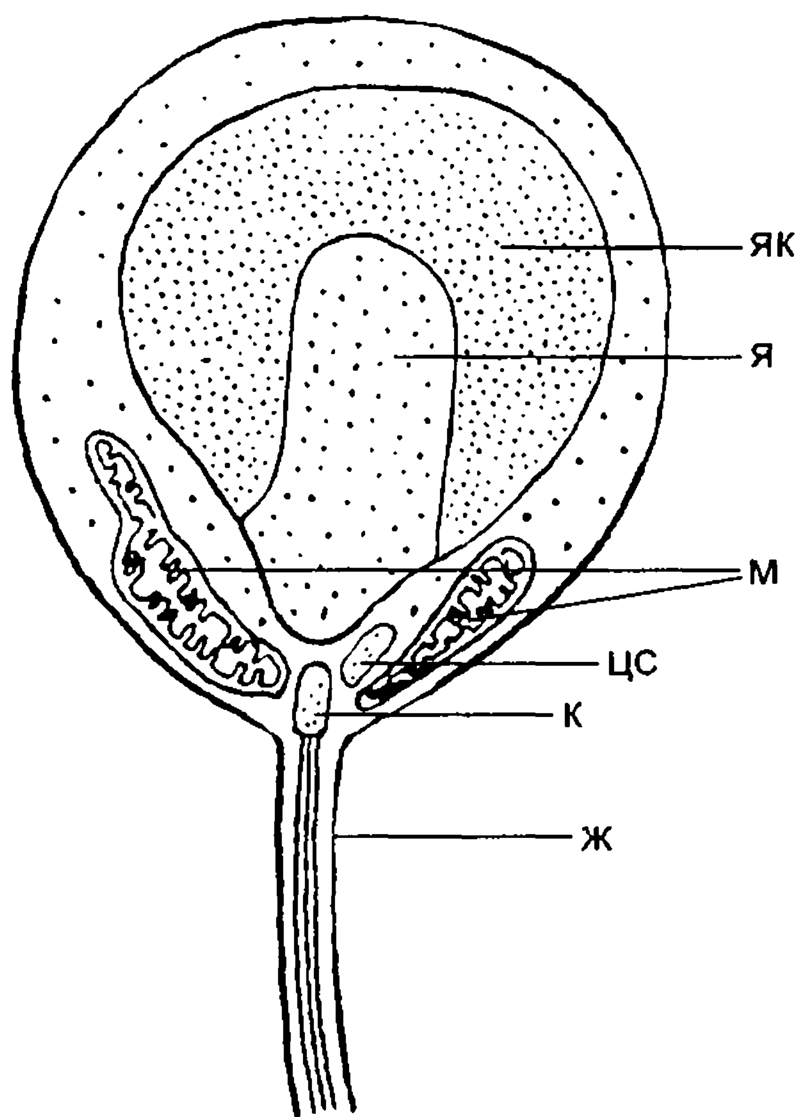


Рисунок 15. Ядерный колпачок (скопление рибосом) в зооспоре хитридиевого гриба: я — ядро, як — ядерный колпачок, ж — жгутик, к — кинетосома, цс — центросома, м — митохондрии.

На наружной поверхности мембраны эндоплазматической сети расположены **рибосомы** — гранулы, богатые РНК и ответственные за синтез белка. В зоне роста гиф эндоплазматическая сеть образует систему многочисленных канальцев, **диктиосом**, построенных из гладких мембран, которые составляют **аппарат Гольджи**. Последний хорошо выражен не у всех групп грибов в широком смысле. Он типичен для грибоподобных организмов. В растущих участках гиф содержатся многочисленные **везикулы** — пузырьки, связанные своим происхождением с эндоплазматической сетью и участвующие в транспорте веществ от аппарата Гольджи к месту синтеза клеточной стенки.

Молодые гифы обычно лишены вакуолей. Небольшие вакуоли, окружённые собственной мембраной, **тонопластом,** развиваются в более старых частях гиф и позже, сливаясь, образуют крупные вакуоли, при этом **цитопласт** редуцируется до тонкого периферического слоя. В клеточном соке вакуолей, представляющем водный раствор сахаров, белковых веществ, органических кислот и их солей, содержатся пигменты, капли липидов, гранулы гликогена, волютина и белков. Липиды и гликоген, запасные вещества, находятся также и в цитоплазме.

Митохондрии грибов в основном похожи на митохондрии растений, но отличаются от них некоторыми деталями строения.

Клетка грибов в зависимости от вида и стадии развития содержит 1–2 или много, до 20–30, ядер. Ядра очень мелкие, обычно около 23 мкм диаметром, окружены двухслойной оболочкой. В наружном слое имеются кольцеобразные отверстия, открывающиеся в сторону цитоплазмы. Внутри ядра в нуклеоплазме находятся ядрышко и хроматин. У грибов при митотическом делении ядерная оболочка часто сохраняется. У зооспор некоторых хитридиомикот часть ядра окружена особым ядерным колпачком, одевающим его переднюю и боковую части (рис. 15) и состоящим из сконцентрированных здесь рибосом.

Размножение грибов

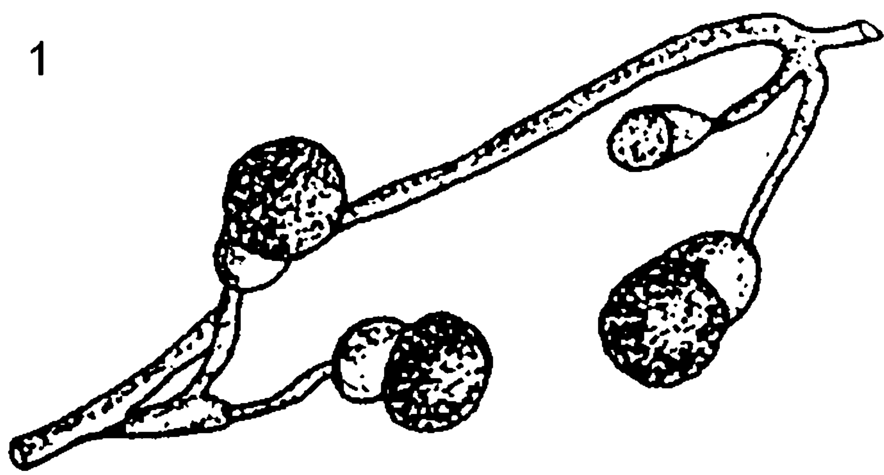
У грибов встречаются три типа размножения: вегетативное, бесполое и половое. У многих видов они последовательно сменяют друг друга в цикле развития. Структуры, образующиеся при бесполом и половом размножении, часто сложны по строению и морфологически значительно отличаются друг от друга. Иногда в цикле развития того или иного гриба имеются два и более отличных друг от друга типа спороношения. Такое явление получило название **плеоморфизма.** Особенно это характерно для аскомикот, или сумчатых грибов. Классическим примером плеоморфизма является цикл развития сумчатого гриба спорыньи (*Claviceps purpurea*), у которого в цикле развития сменяются три морфологически очень различающиеся, имеющие даже собственные названия стадии: бесполая — **сфацелия**; вегетативная — **склероций** и половая — головчатая **строма** с плодовыми телами (рис. 73).

Разные стадии развития спорыньи и некоторых других грибов ранее зачастую принимали за самостоятельные виды, которым давались собственные видовые названия. Понадобились длительные и тщательные исследования микологов, чтобы свести воедино разные стадии развития одного гриба, которые часто проходили даже на разных субстратах. До сих пор многое в жизненных циклах грибов ещё остаётся невыясненным. Необходимо отметить, что, если мицелий грибов довольно однообразен, то структуры, связанные с половым и бесполым размножением — структуры **спороношения**, которые на этом мицелии образуются, отличаются богатством форм и фактически дают то многообразие видов грибов, которое мы наблюдаем в природе.

Вегетативное размножение обычно осуществляется неспециализированными частями мицелия, которые дают начало новому мицелию. Мицелий большинства грибов обладает высокой способностью к регенерации, что и лежит в основе этого способа размножения и широко используется, например, при приготовлении грибницы для искусственного выращивания съедобных грибов, таких как шампиньон двуспоровый, вешенка обыкновенная и др., а также при получении биомассы грибов в пищевых и кормовых целях.

К специализированным структурам вегетативного размножения относятся **оидии,** тонкостенные клетки, и **хламидоспоры**, толстостенные клетки, на которые распадается мицелий и которые дают начало новому мицелию. Хламидоспоры выполняют и функцию перенесения неблагоприятных условий (рис. 16). У большинства дрожжей вегетативное размножение происходит путем почкования клеток.

Бесполое размножение осуществляется при помощи разнообразных специализированных клеток или многоклеточных структур, **спор**. У грибов известны **эндогенные** и **экзогенные** споры бесполого размножения. Эндогенные подвижные споры, **зооспоры**, развиваются в **зооспорангиях** разной формы. Это голые клетки, снабженные жгутиками, число, расположение и строение которых различно в разных систематических группах грибов (табл. 4). Зооспоры разного строения характерны для представителей отделов оомикота, гифохитридиомикота и хитридиомикота, т. е. в основном для водных и реже наземных грибов. Для осуществления размножения с помощью зооспор нужна вода, хотя бы в виде отдельных капель на поверхности почвы или растений, в которой



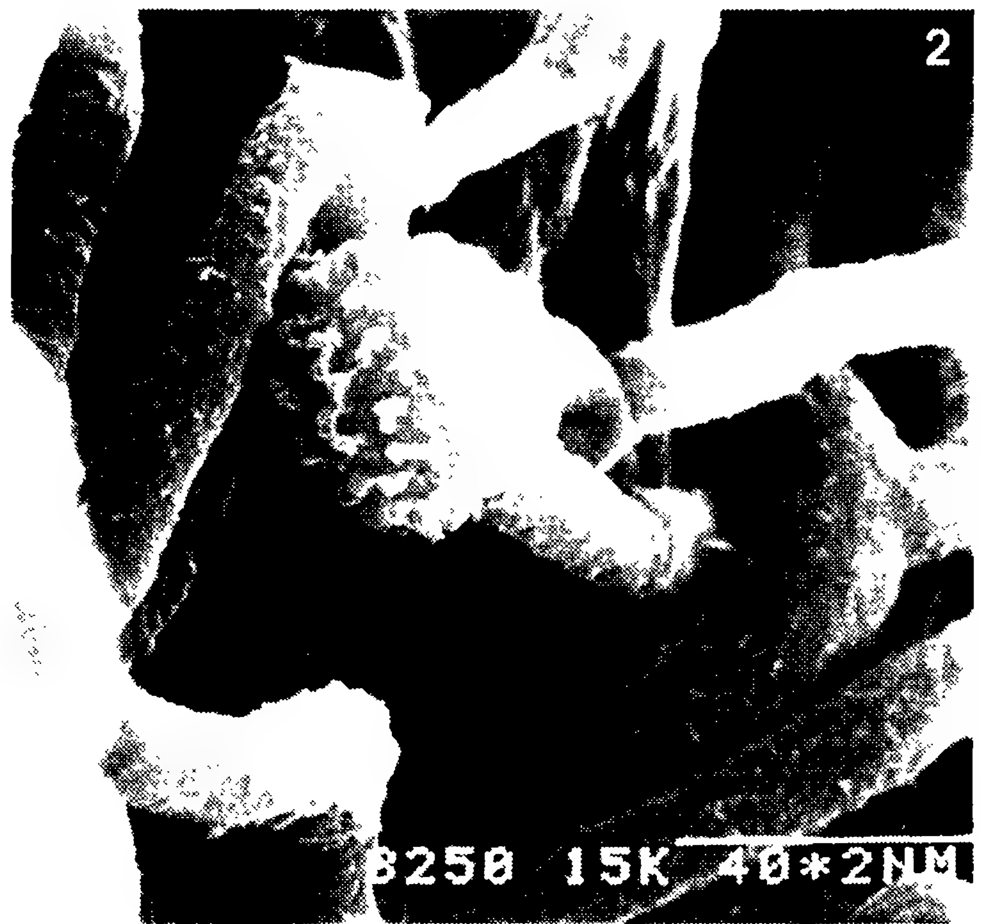


Рисунок 16. Хламидоспоры грибов в чистой культуре: 1 — хламидоспоры *Mycogone perniciosa* — возбудителя мягкой гнили шампиньона; 2 — хламидоспоры на мицелии опёнка серно-жёлтого *Hypholoma fasciculare*. Фото СЭМ, увел. х 8000.

зооспоры могут передвигаться с помощью жгутиков. Эндогенные неподвижные споры, **спорангиоспоры**, одеты оболочкой и образуются внутри **спорангиев**, развивающихся на специализированных гифах, **спорангиеносцах**, обычно поднимающихся над субстратом. Спорангиоспорами осуществляется бесполое размножение у зигомикот.

Экзогенные споры бесполого размножения грибов, **конидии**, неподвижны, образуются на специализированных, обычно морфологически отличных от вегетативного мицелия, дифференцированных спороносцах, **конидиеносцах**. Типичные конидии характерны для сумчатых, базидиальных и анаморфных грибов. Как и у зигомикота, это в основном наземные грибы, и распространение неподвижных спор бесполого размножения, спорангиоспор и конидий у таких грибов осуществляется в основном пассивно токами воздуха или воды. Иногда распространение спор может осуществляться с помощью животных, например, при поедании плодовых тел шляпочных грибов. Специализированные структуры, связанные с вегетативным и бесполым размножением у грибов, называются **анаморфами**.

Половое размножение у грибов, связанный с ним процесс смены ядерных фаз, строение половых органов — всё это отличается у разных групп грибов. Существеннейшие моменты полового процесса у грибов: **плазмогамия**, **кариогамия** и **мейоз**. Соответственно гриб может находиться в гаплоидной или диплоидной стадиях. Плазмогамия и кариогамия у сумчатых и базидиальных грибов не совпадают во времени, в результате чего после плазмогамии у них возникает особая стадия **дикариотичного** мицелия, когда гаплоидные ядра попарно ассоциированы, сближены, но не слились и образуют **дикарион**. Ядра дикариона обычно синхронно делятся с параллельным расположением осей веретен деления. В определенный момент цикла развития они сливаются, образуя диплоидное ядро, которое затем делится редукционно. Смена ядерных фаз будет подробно рассмотрена при описании отделов и классов грибов.

В результате полового процесса образуются гаплоидные, неоднородные в генетическом отношении споры, что принципиально отличает их от спор бесполого размножения грибов. Эти гаплоидные споры располагаются или на мицелии или, чаще, на поверхности или внутри плодовых тел различного строения, которые называются **телеоморфами**. Таким образом, размножение с помощью спор, возникших половым путем, даёт начало формам с новой комбинацией ге-

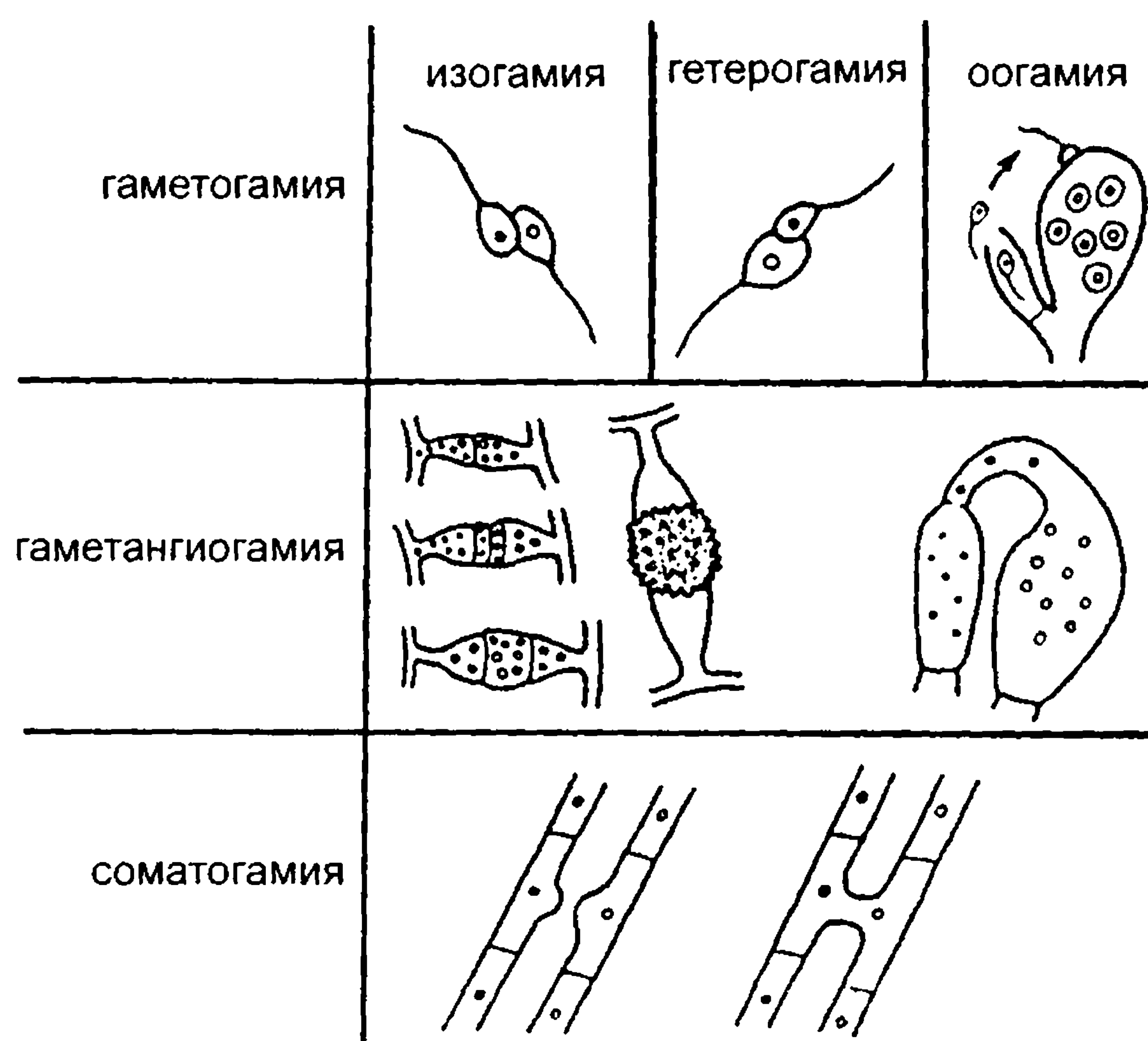


Рисунок 17. Типы полового процесса у грибов.

нетического материала, что является основой дальнейшей эволюции форм, а размножение спорами, возникшими бесполым путем, способствует распространению и сохранению данной формы.

Типы полового процесса у грибов. Половое размножение у грибов известно у всех групп, за исключением анаморфных, или несовершенных, грибов, за что они и получили такое название. Половой процесс у грибов разнообразен и его особенности лежат в основе выделения классов. У грибов известно три основных типа полового процесса: гаметогамия, гаметангиогамия и соматогамия (рис. 17).

Гаметогамия — слияние гамет, образующихся в гаметангиях. Различают **изогамию** — слияние подвижных морфологически сходных гамет и **гетерогамию** — слияние подвижных, отличающихся по размерам и часто по степени подвижности гамет. Эти два типа гаметогамии характерны для хитридиевых и гифохитридиевых грибов. При **оогамии** крупные, неподвижные яйцеклетки, формирующиеся в специальных **оогониях**, оплодотворяются мелкими, подвижными **сперматозоидами**, развивающимися в специализированных **антеридиях**. У многих грибов с этим типом полового процесса сперматозоиды не образуются, а яйцеклетка оплодотворяется недифференцированным на сперматозоиды содержимым выростов многоядерного антеридия. Такой тип оогамии характерен для всех представителей отдела оомикота.

Второй тип полового процесса, **гаметангиогамия**, состоит в слиянии двух обычно многоядерных специализированных структур, содержимое которых не дифференцировано на гаметы. Гаметангиогамия характерна для зиго- и аскомикот. Гаметангиогамия у зигомикот носит название **зигогамии**. Она заключается в слиянии в основном многоядерных клеток, гаметангиев, хорошо отличимых от вегетативного мицелия, на котором они формируются, но недифференцированных морфологически по половому знаку на мужской и женский. Из образовавшейся в результате их слияния зиготы формируется одетая толстостенной окрашенной оболочкой **зигоспора,** которая прорастает после периода покоя в особый зародышевый спорангий (рис. 17, 43). У аскомикот при гаметангиогамии также сливаются два многоядерных гаметангия, но у них, в отличие от зигомикот, половые органы дифференцированы на женский — **аскогон** и мужской — **антеридий**. Аскогон состоит из двух клеток: крупной многоядерной, или собственно аскогона, и тонкой нитевидной — **трихогины**, помещающейся на его вершине, через которую в аскогон переливается содержимое многоядерного антеридия. При этом происходит только плазмогамия, а ядра ассоциируются в пары, образуя **дикарион**. Из оплодотворенного аскогона без периода покоя вы-

растают **аскогенные** дикариотичные гифы. В их клетках происходит слияние ядер дикариона и образование диплоидного ядра, которое в дальнейшем делится мейотически. В результате этого процесса на аскогенных гифах достаточно сложным путем формируются особые образования — **сумки**, или **аски**, внутри которых после митотического деления постмейотических ядер формируются восемь эндогенных гаплоидных **аскоспор** (рис. 17, 62).

Третий тип, **соматогамия**, — половой процесс, при котором сливаются обычные соматические, или вегетативные, клетки мицелия. Половые органы и гаметы отсутствуют. Соматогамия характерна для некоторых представителей отделов хитридиомикота и гифохитридимикота, имеющих одноклеточный таллом. В этом случае целиком сливаются две одноклеточные особи. Такой тип соматогамии называется **хологамией**. Соматогамия у базидиомикот заключается в слиянии двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия. При этом, как и у аскомикот, сначала имеет место только плазмогамия, в результате чего формируются дикарионы и образуется дикариотический (состоящий из двуядерных клеток) мицелий. Это наиболее длительная стадия в цикле развития базидиальных грибов. Затем на этом дикариотическом мицелии формируются особые клетки, **базидии**, в которых происходит слияние ядер дикариона и мейотическое деление диплоидного ядра, после чего на базидии формируются **экзогенные** гаплоидные **базидиоспоры** (рис. 17, 95).

Эндогенные аскоспоры сумчатых грибов и экзогенные базидиоспоры базидиальных образуются в результате полового процесса, т. е. их появление связано с половым размножением этих групп. Половой процесс сумчатых и базидиальных грибов имеет две характерные общие особенности: во-первых, разрыв между плазмогамией и кариогамией и появление дикариотической фазы и, во-вторых, отсутствие у зиготы состояния покоя: мейотическое деление диплоидного ядра происходит сразу же после слияния гаплоидных ядер дикариона.

По характеру половой дифференцировки у грибов различают **гомоталличные** (обоеполые) и **гетероталличные** (раздельнополые) формы. У гомоталличных грибов к слиянию способны клетки одного и того же мицелия. На одном и том же мицелии формируются и мужской и женский половые органы (например, оогонии и антеридии у оомикот). У гетероталличных грибов на мицелии, выросшем из одной споры, половые органы не закладываются и, соответственно, зиготы не образуются. Они развиваются лишь при встрече двух мицелиев, отличающихся друг от друга по половому знаку (+ и –, или мужской и женский). Понятие гетероталлизма относится к гаплоидной стадии, так как определение пола у грибов происходит в основном генотипически. Гетероталлизм, или раздельнополость, у грибов может быть двух типов: **биполярный**, когда пол определяется одной парой аллелей, и **тетраполярный**, когда пол определяется двумя парами аллелей, локализованных в разных хромосомах и независимо комбинирующихся. В случае биполярного определения пола все гифы, выросшие из спор одного плодового тела, распадаются на две группы, и при соединении мицелиев из этих двух разных групп происходит половой процесс. В случае тетраполярного определения пола гифы, выросшие из спор одного плодового тела, распадаются на четыре половые группы. При этом группа I сливается только с группой II, и группа III только с группой IV. Численные соотношения этих групп для шляпочных грибов (базидиомицетов), у которых тетраполярный гетероталлизм распространён очень широко, соответствует отношению 1:1:1:1 (рис. 18).

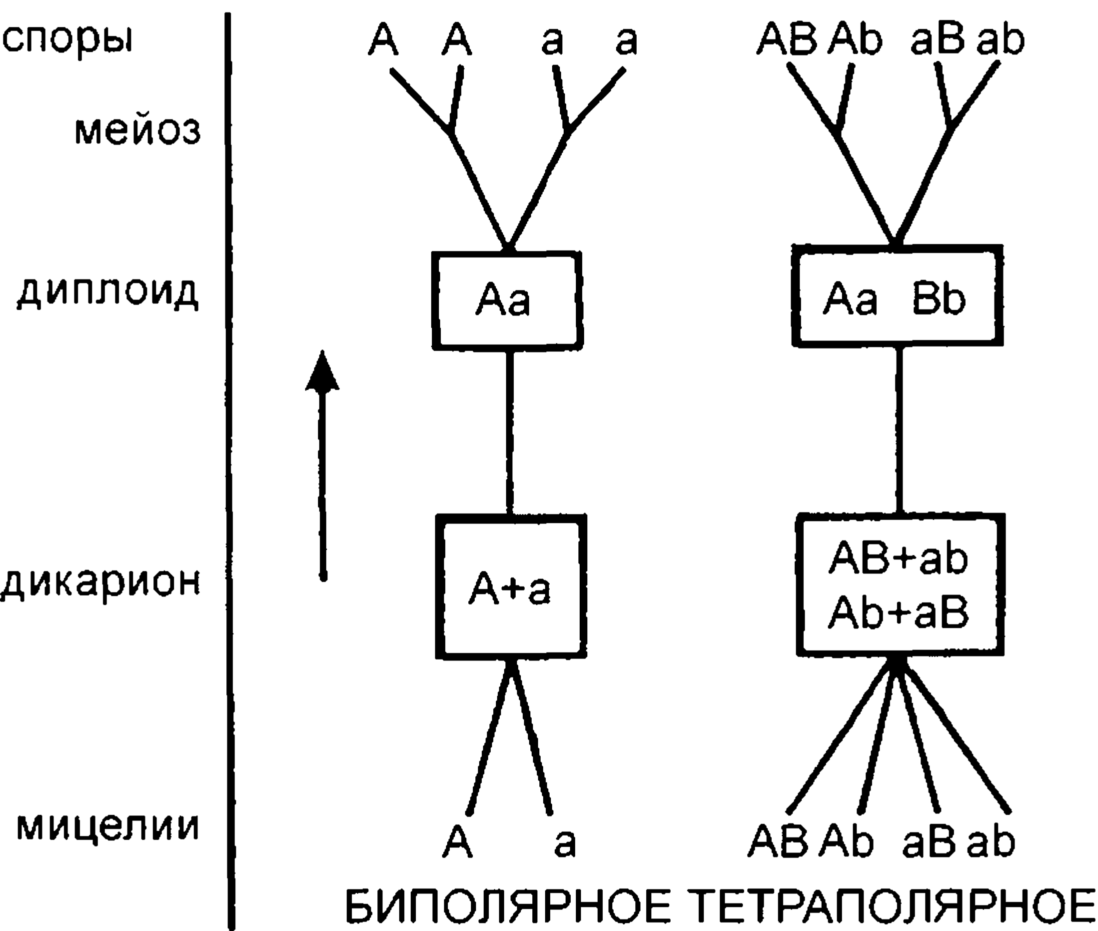


Рисунок 18. Схема распределения пола у грибов.

У несовершенных (анаморфных) грибов половой процесс отсутствует, и жизненный цикл эти грибы проводят в гаплоидном состоянии. В определённой степени отсутствие полового процесса в этой группе компенсируется гетерокариозом и происходящим на его основе парасексуальным процессом. **Гетерокариоз**, или разноядерность, — это наличие в клетках мицелия генетически разных ядер. Гетерокариоз характерен для многих групп грибов и обеспечивает адаптацию грибов к изменяющимся условиям среды. В таком мицелии ядра иногда могут сливаться, образуя диплоидное гетерозиготное ядро. Такое ядро делится митотически, при этом происходит митотическая рекомбинация и затем вегетативная гаплоидизация этих диплоидных ядер путем потери ими части хромосом. Этот сложный процесс, включающий в качестве существеннейшего момента митотическую рекомбинацию, получил название **парасексуального процесса**. Он известен у разных групп грибов, и имеет особое значение для несовершенных грибов, лишённых настоящего полового процесса.

Систематика грибов

В современной систематике растений, грибов и животных принят принцип иерархии, заключающийся в последовательном объединении групп одного ранга в группы более высоких рангов. Достаточно обособленные группы организмов, связанных той или иной степенью родства, называют таксонами. Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (Джеффри, 1980, 1982; Intern. Code of Botanical Nomenclature, 1994; Proposals to amend the Tokyo Code, 1999), который принят в микологии, существует следующая система таксономических категорий грибов (табл. 5).

Таблица 5. Наименование таксономических категорий грибов

Категория	Кодекс ботанической номенклатуры	Словарь грибов	Окончания в названии таксонов	Пример
Царство	Regnum	Kingdom		Fungi
Отдел	Divisio	Phylum	-mycota	Basidiomycota
Класс	Classis	Class	-mycetes	Basidiomycetes
Порядок	Ordo	Order	-ales	Agaricales
Семейство	Familia	Family	-aceae	Agaricaceae
Род	Genus	Genus		Agaricus
Вид	Species	Species		A. bisporus

ЦАРСТВО *CHROMISTA*

ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Три отдела грибов, ныне трактуемые как грибоподобные организмы, или псевдогрибы, относятся к царству *Chromista*, куда они помещены наряду с бурыми, золотистыми и жёлтозелёными водорослями, а также с некоторыми протистами.

"Грибы", входящие в эти отделы, интерпретируются здесь как вторично бесцветные, потерявшие хлорофилл организмы, составляющие подцарство *Heterocontae.* Существует гипотеза их происхождения от первично бесцветного монадного предка (см. с.9). Представители этого царства имеют митохондрии в основном с трубчатыми кристами, перистые жгутики с трёхчленными жгутиковыми волосками, или мастигонемами. Их клеточная стенка чаще содержит целлюлозу и в ней в основном отсутствуют хитин и β-глюкан. Существует тенденция выделять часть организмов царства *Chromista* в самостоятельное царство *Stramenopila,* куда наряду с бурыми и диатомовыми водорослями помещают три указанных в таблице 6 отдела грибов. Царство *Stramenopila* включает протистов с трубчатыми кристами митохондрий и трехчленными мастигонемами (волосками) на жгутиках.

Таблица 6. Грибоподобные организмы царства *Chromista* (Dictionary of the Fungi, 1995, 2001) или царство *Stramenopila* (Patterson, 1989)

Отделы	Классы
Labyrinthulomycota	*Labyrinthulomycetes*
	Thraustochytridiomycetes
Hyphochytridiomycota	*Hyphochytridiomycetes*
Oomycota	*Oomycetes*

Отдел лабиринтуломикота, или сетчатые слизевики (*Labyrinthulomycota*)

Представители этого отдела — сапротрофы и паразиты, встречающиеся на водных (чаще морских) растениях. Вегетативное тело (трофическая стадия) представляет собой эктоплазматическую слизистую сеть или систему ходов, на поверхности или внутри которой скользят отдельные клетки, лишённые собственной клеточной оболочки. Такая структура называется **сетчатый плазмодий**, или **филлоплазмодий**. В цикле развития имеются двужгутиковые зооспоры. Жгутики гетероморфные и гетероконтные (передний перистый и задний гладкий). Отдел включает 1–2 класса (табл. 6).

Класс лабиринтуловые (*Labyrinthulomycetes*)

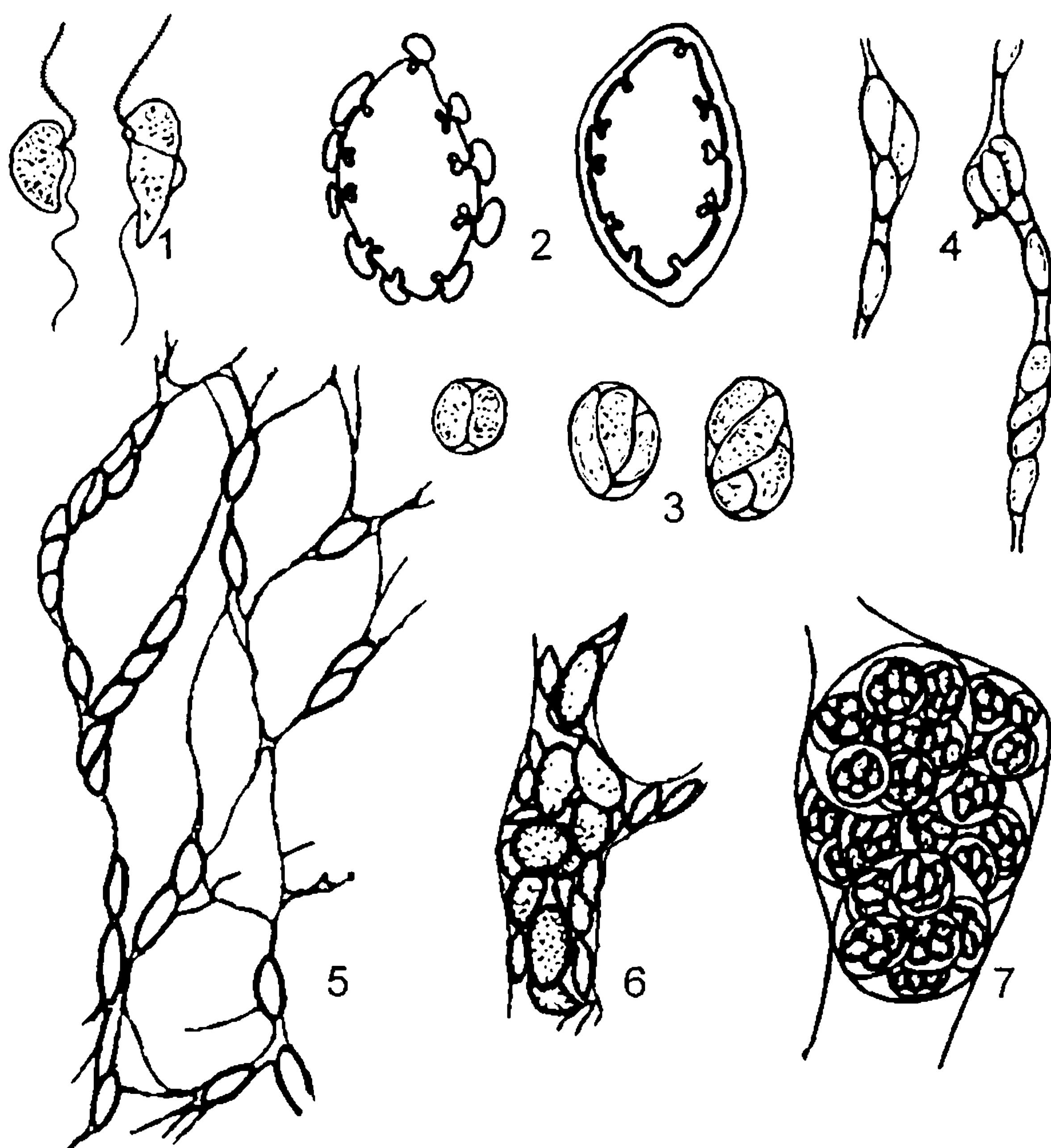


Рисунок 19. Цикл развития *Labyrinthula*. 1 — зооспоры, 2 — голые клетки, формирующие слизистый чехол, 3 — размножение инцистированных зооспор, 4 — начало образования сетчатого плазмодия и часть нити с веретеновидными клетками, 5 — фрагмент сетчатого плазмодия, 6 — начало образования спороцист, 7 — спороцисты с "пакетами" спор.

Характеристика класса совпадает с характеристикой отдела. Большинство лабиринтуловых — паразиты водорослей-макрофитов (ламинарий, ульв) и высшего водного растения зостеры (*Zostera*). В основном это убиквисты, т.е. виды с широкой экологической амплитудой. Среди них есть сапротрофы, использующие водные растения как опорный субстрат. Представитель группы *Labyrinthula macrocystis* (рис. 19) паразитирует на морской траве *Zostera marina,* вызывая при массовом поражении (эпифитотиях) её гибель. Вегетативное тело *L. macrocystis* — веретеновидные амёбы, одетые плазменным чехлом, который образуется за счёт выделений из особых трубковидных клеточных

органелл, **сагеногенов**, характерных для этой группы организмов. Сагеногены открываются наружу и выделяют вещество, одевающее слизистым чехлом веретеновидную клетку — амёбу. Слизистые чехлы или футляры увеличиваются, сливаются в ходы, в которых перемещаются отдельные амёбы, размножающиеся делением. За счёт этих клеточных делений и расширения системы слизистых ходов формируется сетчатый плазмодий, или эктоплазматическая сеть. Такие вегетативные тела находятся в тканях растения-хозяина. Слизистые чехлы переходят из клетки в клетку хозяина и таким образом паразит распространяется в тканях или талломе хозяина. Амебы могут выходить из чехлов и инцистироваться, т.е. образовывать плотную оболочку и превращаться в цисту.

Перед образованием зооспор амёбы собираются в группы в отдельных местах сети и несколько уменьшаются в размере, как бы сжимаются. Вокруг каждой группы формируется оболочка, в результате чего возникают специальные структуры (**сорусы**), клетки которых представляют собой **спороцисты**. В спороцисте формируется по 6–8 и более двужгутиковых гетероморфных и гетероконтных зооспор. Зооспоры имеют сагеногены и оранжевый глазок, стигму, в основании жгутиков. Зооспоры заражают новые растения. Лабиринтуловые достаточно легко культивируются в лабораторных условиях.

Класс траустохитридиомицеты (*Thraustochytridiomycetes*)

Сапротрофы на морских водорослях, реже паразиты. Таллом одноклеточный микроскопический, моноцентрический, т.е. ризомицелий отходит от одной клетки, содержащей ядро. Жгутики зооспор гетероконтные, гетероморфные (гладкий и перистый). В клетках присутствуют сагеногены, поэтому клетки одеты слизистым чехлом и могут формировать эктоплазматическую сеть. От типичных лабиринтуломицетов траустохитридиомицеты отличаются отсутствием стигмы и вздутия у основания жгутика. В настоящее время в класс включают 9 родов и более 40 видов.

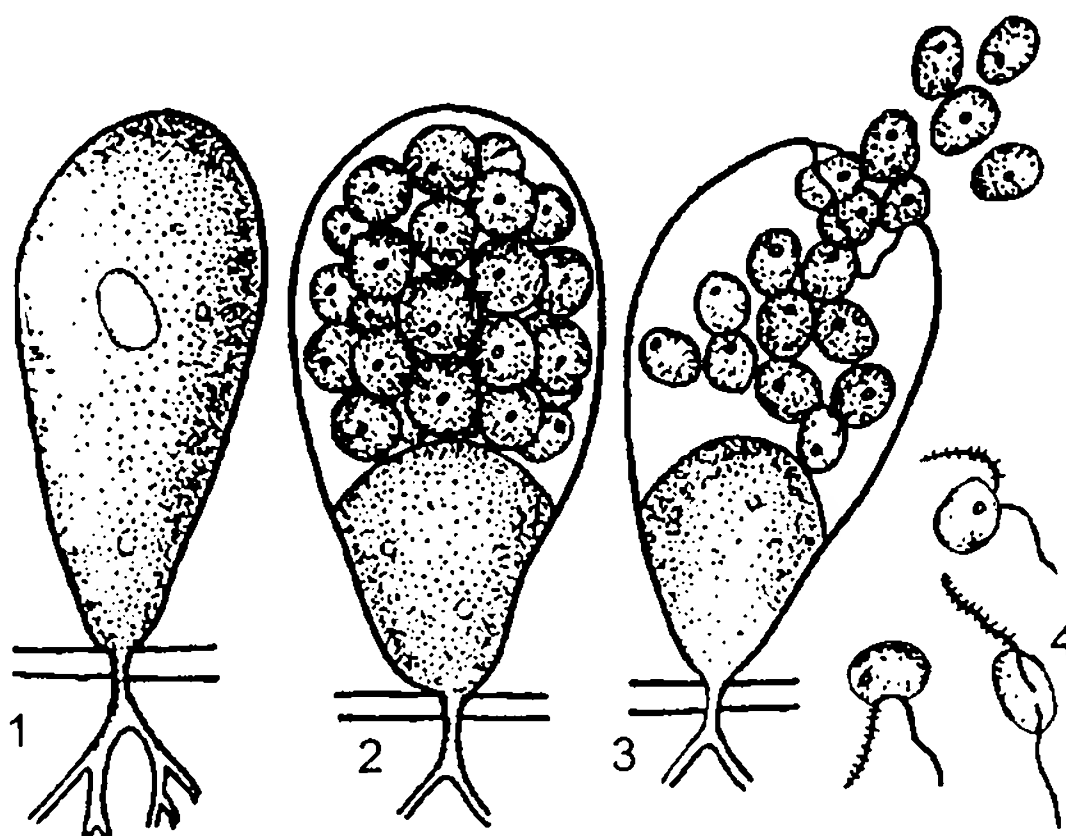


Рисунок 20. Цикл развития *Thraustochytrium proliferum*. 1 — таллом, 2 — образование зооспор и пролиферация таллома, 3 — выход зооспор, 4 — зооспоры.

Представитель класса *Thraustochytrium proliferum* селится как сапротроф на поверхности таллома морской сифоновой водоросли бриопсис (*Bryopsis*). Вид эукарпический с моноцентрическим ризомицелием. После попадания на поверхность растения-хозяина зооспора образует ризомицелий, проникающий внутрь клеток растения. После периода вегетативного роста центральное тело зооспоры (кроме ризомицелия) превращается в зооспорангий. Для данного вида характерна пролиферация зооспорангиев, причём она начинается до выхода зооспор (рис. 20).

Отнесение траустохитридиомицетов к отделу лабиринтуломикота (*Labyrinthulomycota*) остается спорным, т.к. они значительно отличаются от лабиринтуловых по молекулярной структуре генома. Ранее траустохитридиевых относили к отделу оомикота (*Oomycota*) на основании строения жгутиков: направленного назад бичевидного гладкого и направленного вперед перистого.

Отдел гифохитридиомикота (*Hyphochytridiomycota*)

Гифохитридиевые — водные грибы, в основном внутриклеточные паразиты зелёных и бурых водорослей, водных грибов и беспозвоночных животных. Немногие из них живут сапротрофно на растительных остатках в воде или влажной почве. Вегетативное тело микроскопических размеров представляет собой голый протопласт, некоторые виды образуют зачаточный мицелий без собственных ядер, **ризомицелий**. Подвижные стадии (зооспоры, гаметы) с одним передним перистым жгутиком. В клеточных оболочках содержится полисахаридный комплекс, состоящий из целлюлозы и хитина. Отдел представлен одним классом *Hyphochytridiomycetes,* включающим около полутора десятков видов, объединённых в один порядок *Hyphochytridiales.*

Представитель класса *Anisolpidium ectocarpi* паразитирует на бурых водорослях рода *Ectocarpus.* Холокарпический вид без ризомицелия. Зооспоры, осев на клетке растения-хозяина, теряют жгутики и переливают одноядерные протопласты в клетку хозяина, образуя интраматрикальный таллом. Затем они разрастаются и образуют зооспоры, освобождающиеся после разрушения клеточной стенки растения-хозяина. Половой процесс — хологамия. При этом в клетке хозяина, инфицированной разными зооспорами, происходит попарное слияние протопластов паразита. Вслед за плазмогамией следует кариогамия и диплоидное ядро делится первоначально митотически. Образовавшаяся зигота разрастается в многоядерную покоящуюся спору, которая, по-видимому, после редукционного деления ядер, превращается в зооспорангий.

Другой представитель гифохитридиомицетов, *Rhizidiomyces apophysatus*, — эукарпический вид с моноцентрическим ризомицелием; паразитирует на оогониях сапролегниевых грибов (рис. 21). Его зооспоры, оседая на клетке (оогонии) хозяина инцистируются, т.е. одеваются оболочкой, и внедряют в клетку хозяина ризомицелий. Питаемая за счёт ризомицелия основная экстраматрикальная часть паразита разрастается и превращается в зооспорангий с зооспорами.

Состав клеточной стенки и строение перистого жгутика сближают отдел *Hyphochytridiomycota* с отделом *Oomycota*; но в отличие от оомикот у гифохитридиомикот отсутствует настоящий мицелий.

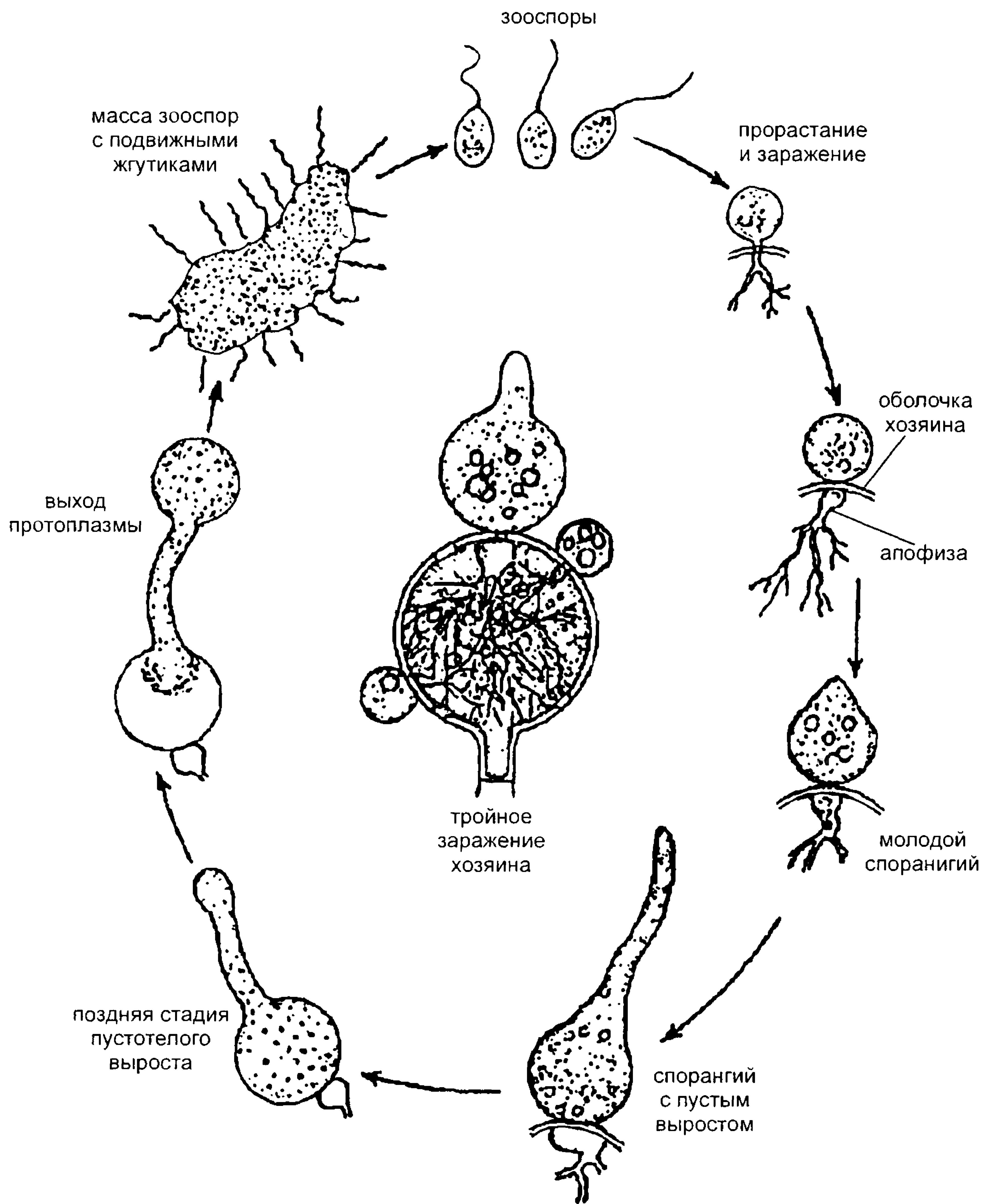


Рисунок 21. Цикл развития *Rhizidiomyces apophysatus.*

Отдел оомикота (*Oomycota*)

Подвижные стадии (зооспоры) двужгутиковые с гетероморфными и гетероконтными жугиками (передний — перистый, задний — гладкий). Жгутики могут быть латеральными, но при этом перистый направлен вперёд, а гладкий — назад. В клеточных стенках содержится преимущественно полисахаридный комплекс глюкан–целлюлоза, и, редко, небольшое количество хитина (порядок *Leptomitales*). Запасное вещество — водорастворимый глюкан, **миколаминарин**. Гликоген, типичный для настоящих грибов, отсутствует.

Вегетативное тело почти у всех видов — хорошо развитый неклеточный (несептированный) мицелий, микро- и макроскопический. Вегетативная стадия — диплоидная. Редукционное деление происходит перед образованием половых элементов. Половой процесс — оогамия с дифференцированными половыми органами: оогонием и антеридием. В оогонии находится одна или много яйцеклеток. В антеридии — многоядерное, не дифференцированное на сперматозоиды содержимое. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами или, у немногих видов, конидиями. Синтез лизина идет через диаминопимелиновую кислоту.

Среди оомикот большую группу составляют водные грибы, растущие на растительных остатках и трупах водных животных. Есть среди них паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных, амфибий и рыб. Некоторые виды живут в почве. Большая группа видов этой группы относится к облигатным паразитам высших наземных растений.

Класс оомицеты (*Oomycetes*)

Отдел *Oomycota* включает один класс *Oomycetes*, повторяющий признаки отдела, 10 порядков, выделяемых по уровню организации таллома и особенностям полового и бесполого спороношений. В пределах класса прослеживается эволюция, связанная с выходом представителей группы на сушу. Важнейшие порядки: *Saprolegniales, Peronosporales, Leptomitales, Lagenidiales.*

Порядок сапролегниевые (*Saprolegniales*)

У большинства этих типично водных грибов хорошо развит субстратный и воздушный мицелий. Наиболее широко распространены в природе виды семейства сапролегниевых —*Saprolegniaceae* (около 150 видов). Это преимущественно сапротрофы, развивающиеся на органике животного происхождения: на трупах беспозвоночных животных, икре рыб и лягушек. Они могут поселяться и на ослабленных рыбах, особенно на мальках при неблагоприятных для последних условиях в водоёме. Грибы этого семейства вызывают заболевание рыб, известное под названием "сапролегниоз", приносящее значительный ущерб при искусственном разведении рыб: осетровых, карпа и т.д. Часто встречается это заболевание и при аквариумном разведении декоративных рыб. Зооспоры сапролегниевых почти всегда присутствуют в воде различных водоёмов, особенно

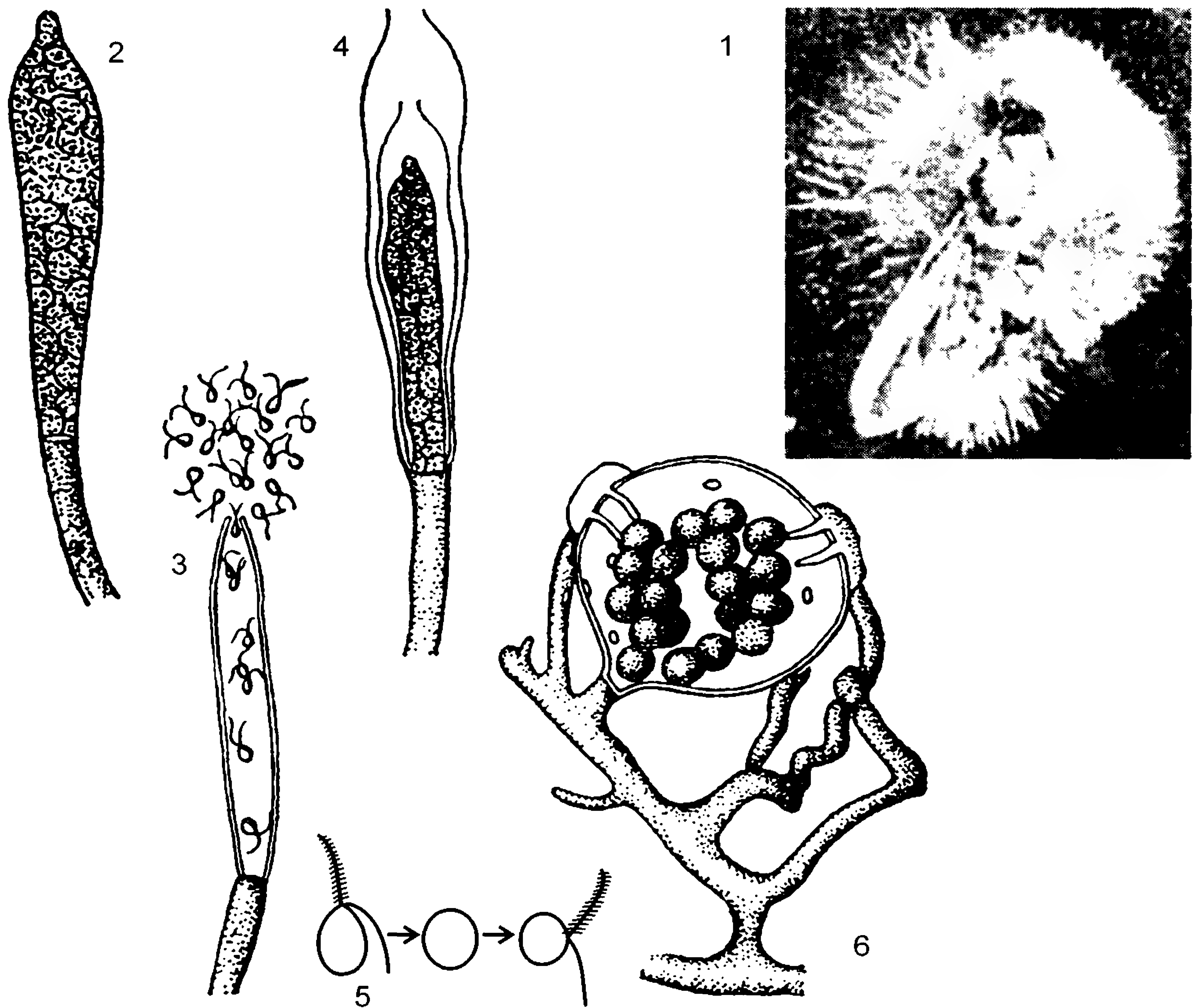


Рисунок 22. *Saprolegnia*: 1 — мицелий на трупе мухи, 2 — зооспорангий, 3 — выход зооспор, 4 — пролиферация зооспорангия. 5 — дипланетизм зооспор — первичные и вторичные зооспоры, циста, 6 — оогоний с яйцеклетками и два антеридия (стадия оплодотворения).

стоячих. Если в такую воду поместить трупы насекомых (мух), личинки муравьев — "муравьиные яйца", кусочки белка вареного куриного яйца, то через 4–6 дней вокруг них уже будет заметен белый пушок — мицелий сапролегниевого гриба, принадлежащего обычно к роду сапролегния (*Saprolegnia*) (рис. 22, *1*). Субстратный питающий мицелий состоит из коротких тонких гиф, а воздушный, окружающий субстрат мицелий состоит из длинных (до 1 см) толстых 100–200 мкм, мало ветвящихся гиф. На их концах довольно быстро образуются цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся от несущих их гиф перегородкой. Через отверстие на вершине зооспорангия выходят грушевидные зооспоры с двумя жгутиками на переднем конце. Поплавав некоторое время (в условиях эксперимента в течение 30 мин.), каждая зооспора останавливается, одевается оболочкой и переходит в состояние покоя, т.е. инцистируется. Затем **циста** прорастает в новую зооспору, но иного строения — почковидную, с двумя жгутиками, прикреплёнными сбоку. Наличие зооспор двух типов называется явлением диморфизма зооспор. Вторичные зооспоры обычно имеют значительно больший период двигательной активности, чем первичные грушевидные и, что особенно существенно, обладают определённым хемотаксисом, с помощью которого находят подходящий субстрат. Оседая на него, они прорастают в новый

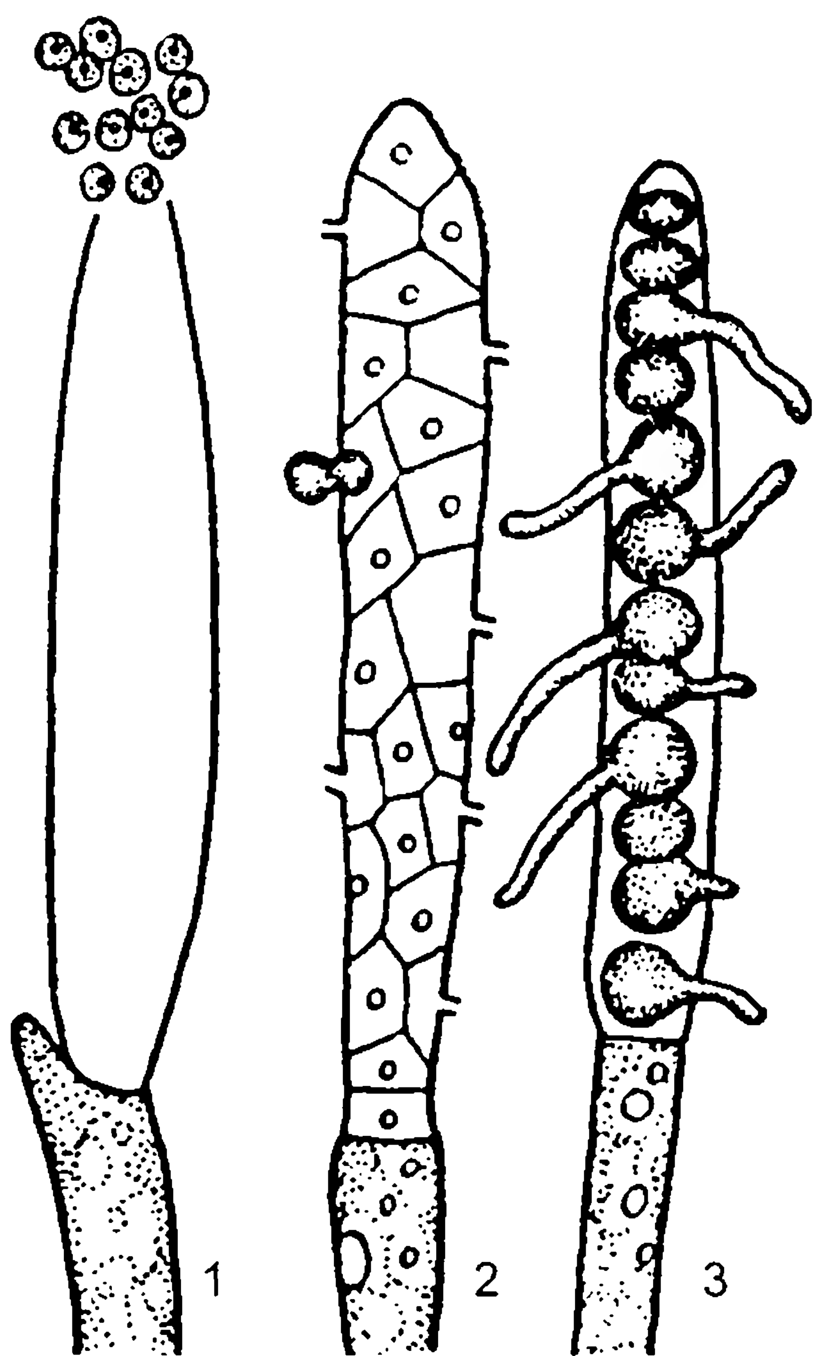


Рисунок 23. Зооспорангии 1 — *Achlya*, 2 — *Dictyuchus*; 3 — *Aplanes*.

мицелий. Вторичные зооспоры у некоторых родов, в зависимости от условий, могут повторно и даже несколько раз инцистироваться и вновь прорастать, т.е. обладают **ди- и полипланетизмом**.

У других родов сапролегниевых грибов наблюдается редукция одной из двух стадий зооспор, чаще грушевидной, например, у рода ахлия — *Achlya* (рис. 23, *1*), часто встречающегося вместе с сапролегнией. У ахлии грушевидные зооспоры, выйдя из зооспорангия, сейчас же одеваются оболочками, образуя скопление цист у отверстия зооспорангия. У видов рода диктиухус — *Dictyuchus* (рис. 23–2), зооспоры одеваются оболочкой ещё в зооспорангиях. Сформировавшиеся в этих оболочках почковидные зооспоры выходят каждая из своего отверстия в оболочке зооспорангия, а пустые оболочки зооспор остаются внутри в виде сеточки, поэтому такой тип зооспорангия называют "сетчатый". У видов этого рода зооспорангии обычно развиваются цепочкой один за другим. У рода *Aplanes* стадия зооспор полностью подавлена: зооспоры вообще не покидают зооспорангий, а прорастают гифами, выходящими наружу через стенку зооспорангия (рис. 23, *3*). Чаще всего подвижная стадия зооспор подавлена или утрачена у видов, обитающих в почве, например у рода *Aplanopsis* (*A. terrestris*, живущий в засоленных почвах).

На гифах, расположенных ближе к субстрату, развиваются половые органы: оогонии и антеридии. Оогонии шаровидные, на короткой ножке, от которой отделены перегородкой. В оогонии обычно формируется несколько яйцеклеток, на образование которых идет весь протопласт. В его оболочке имеются поры, похожие на мелкие колечки. Антеридии представляют собой небольшие многоядерные клетки, развивающиеся на вершине специальных гиф — антеридиальных ветвей (рис. 22, *6*).

Среди сапролегниевых грибов есть гомоталличные и гетероталличные виды. Антеридиальные ветви подрастают к оогонию. Антеридий плотно прижимается к нему и через поры в оболочке оогония пускает в него оплодотворяющие выросты. Таким способом ядро и часть цитоплазмы антеридия попадают в яйцеклетку. Один антеридий может дать несколько оплодотворяющих выростов и оплодотворить несколько яйцеклеток. После оплодотворения развиваются ооспоры, одетые толстой оболочкой. Обычно такие ооспоры переходят в состояние покоя и могут переносить неблагоприятные условия (высыхание, зимовку и т.д.). Ооспоры после периода покоя прорастают в короткую гифу с зооспорангием на конце.

Исследования последних 15–20 лет показывают, что у ряда оомицетов, в том числе и некоторых сапролегниевых, гаметическая редукция, т.е. мейоз, происходит в оогониях и антеридиях перед образованием гамет. Отсюда следует,

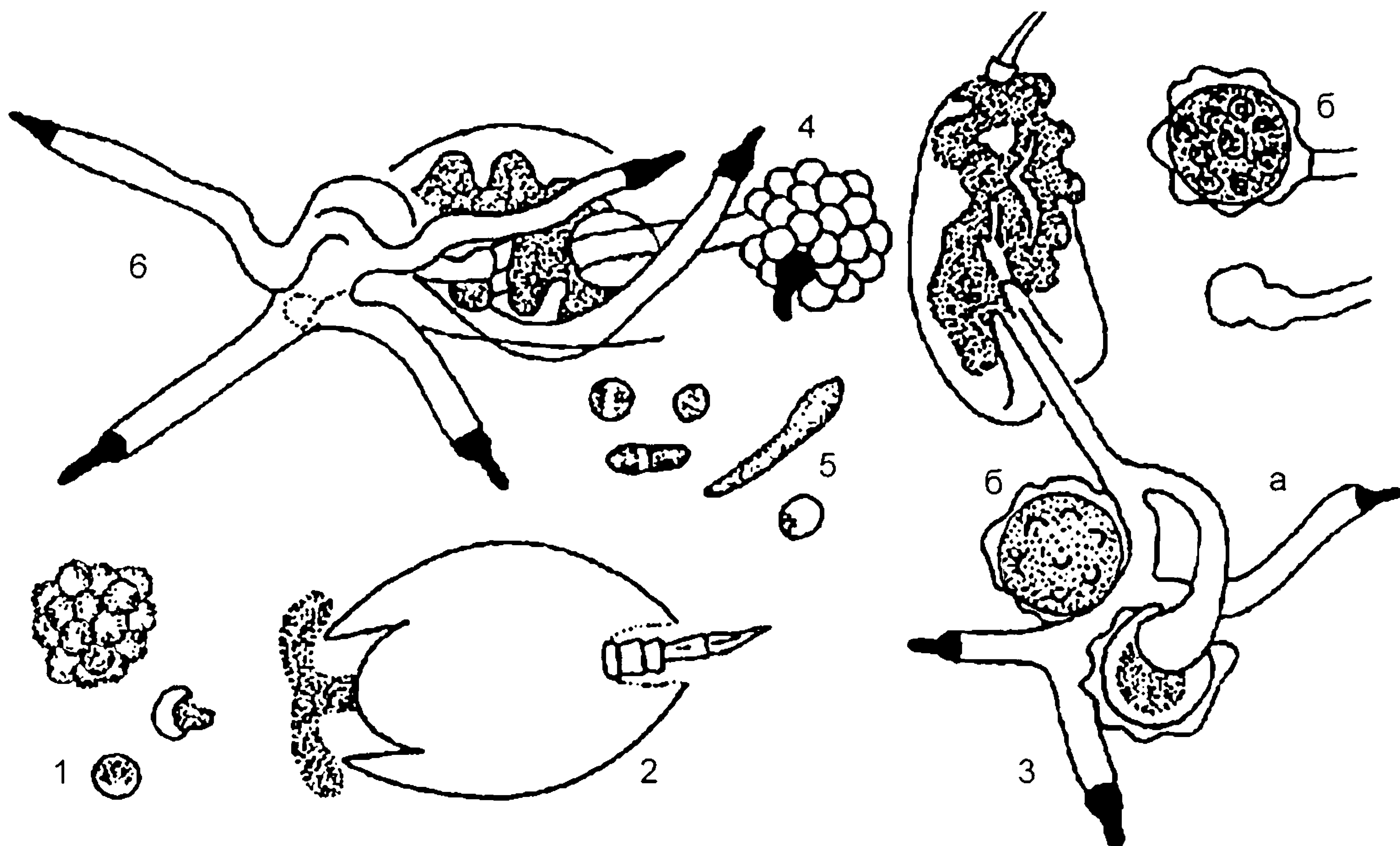


Рисунок 24. Соммершторфия — *Sommerstorffia spinosa* –паразит коловраток: 1 — споры; 2 — заглатывание спор гриба коловраткой; 3 — оогамный половой процесс (а) и ооспоры (б); 4 — прорастание зооспорангия; 5 — вторичные зооспоры; 6 — атакующие гифы.

что в течение основной вегетативной стадии жизненного цикла и бесполого размножения сапролегниевые находятся в диплоидном состоянии, а не в гаплоидном, как предполагалось ранее. Данный вопрос требует дальнейшего изучения.

В природе и в аквариумах в водоемах со слабо текущей и недостаточно аэрируемой водой, сапролегниевые грибы могут развиваться на икре рыб, мальках и взрослых ослабленных или пораненных рыбах, вызывая их гибель. Это заболевание — сапролегниоз наносит большой ущерб при разведении таких ценных пород рыб, как осстровые, судак, а во время зимовки — карпам и другим растительноядным рыбам.

Некоторые виды сапролегниевых из родов лептолегния (*Leptolegnia*) и соммершторфия (*Sommerstorffia*) паразитируют на рачках, моллюсках, крабах, губках, коловратках. Летом 1950 и 1951 гг. у шведского побережья Ботнического залива Балтийского моря отмечалась массовая гибель планктонного рачка *Eurytemora hirundoides*, вызванная грибом *Leptolegnia baltica*. Это привело к значительному снижению промысла сельди, для которой эти планктонные организмы служат основной пищей, составляющей обычно более 50, а часто 80–90% всего зоопланктона. Соммершторфия — *Sommerstorffia spinosa* паразит коловраток. Ее острые, покрытые слизью гифы проглатываются коловраткой или тело животного прокалывают атакующие гифы, которые начинают в нем разрастаться (рис. 24).

Среди грибов порядка сапролегниевых, имеющих важное практическое значение, нужно отметить род афаномицес (*Aphanomyces*), виды которого хотя и развиваются в почве, но сохраняют диморфизм зооспор. *A. cochlioides* вызывает заболевание высших растений, называемое "корнеедом", так как гриб развивается в основном в области корневой шейки. Основной вред этот гриб приносит в парниках, а в полевых условиях в основном поражает всходы таких культур

как свекла, люцерна, горох и т.д. Сапролегниевые грибы довольно легко культивируются, что позволило проводить с ними экспериментальные исследования.

Классические работы с этой группой грибов были выполнены немецким ботаником С. Клебсом (Klebs) в конце XIX – начале XX века. Эти исследования позволили изучить биологию, цикл развития, половой процесс и физиологию сапролегниевых грибов. При хороших, постоянно возобновляемых источниках питания неограниченно долго наблюдается их вегетативный рост. Если такой мицелий перенести в бедную питательными веществами среду, то начинается процесс бесполого размножения с образованием зооспорангиев. Внесение в среду питательных веществ, например аминокислот, может вызвать половой процесс с образованием оогониев и антеридиев. Таким образом, можно управлять процессом развития этих грибов.

Порядок пероноспоровые (*Peronosporales*)

Самый большой порядок в классе оомицетов, насчитывающий более 300 видов из 20 родов, очень разнообразных по экологии: водных и наземных, сапротрофов и паразитов. Среди пероноспоровых преобладают паразиты высших растений. В этой группе можно проследить эволюцию от факультативного паразитизма к облигатному. Вегетативное тело — неклеточный хорошо развитый мицелий, на котором у большинства видов развиваются морфологически обособленные от мицелия спорангиеносцы, с различным типом ветвления (рис. 25). Зооспорангии овальные, яйцевидные или шаровидные. Зооспоры только одного типа — почковидные с двумя боковыми жгутиками, один из которых — перистый направлен вперед, а другой — гладкий — назад.

Половой процесс — типичная оогамия. В отличие от сапролегниевых у пероноспоровых в оогонии формируется всего одна яйцеклетка, а часть содержимого оогония остается в виде периплазмы, окружающей яйцеклетку. Образование периплазмы можно рассматривать как прогрессивный признак в эволю-

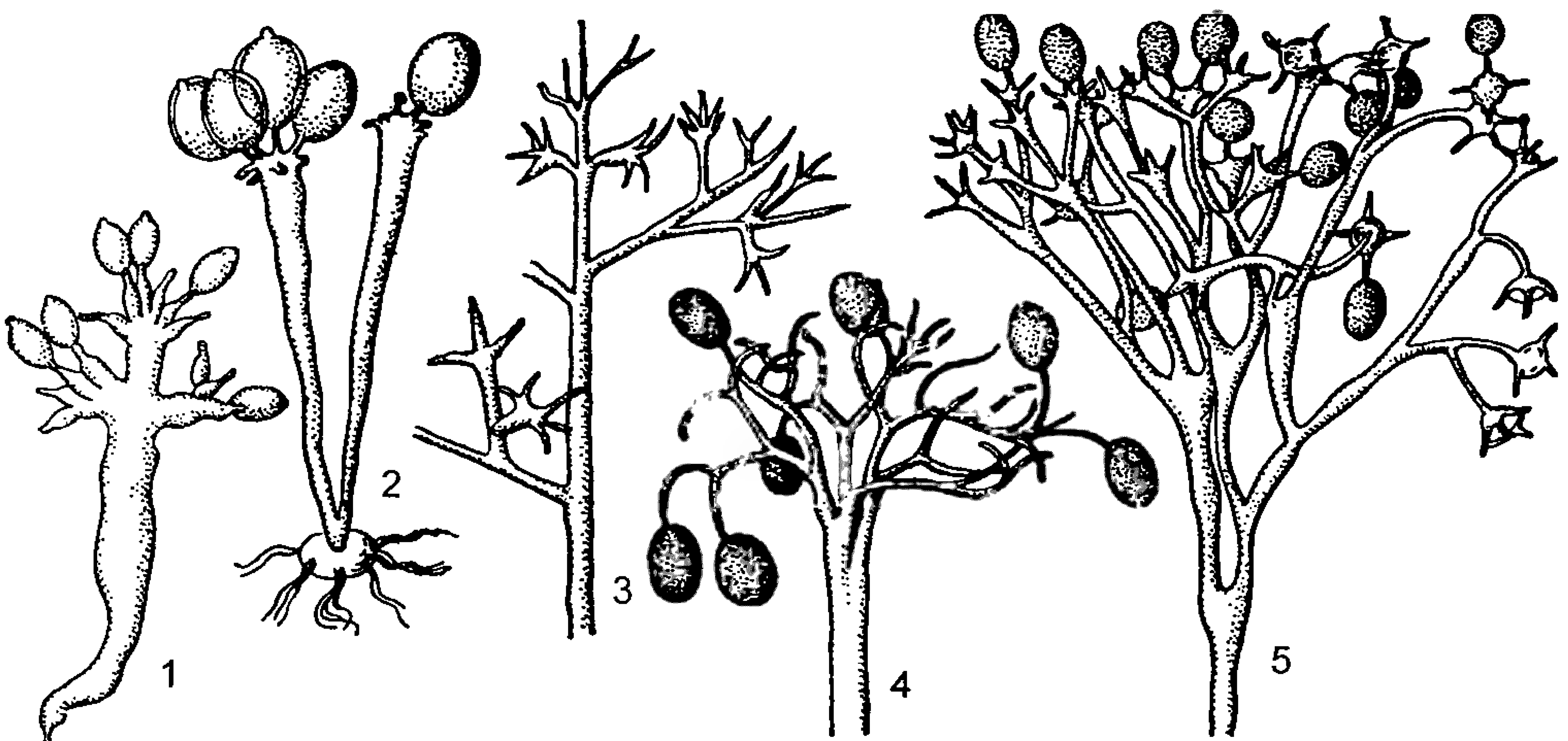


Рисунок 25. Спороносцы пероноспоровых грибов: 1 — *Sclerospora*, 2 — *Basidiophora*; 3 — *Plasmopara*, 4 — *Peronospora*, 5 — *Bremia*.

ции этого класса, так как она обеспечивает лучшее развитие ооспоры и её оболочки (рис. 26).

В эволюции пероноспоровых грибов хорошо прослеживаются два направления, или две тенденции. Первая связана с выходом на сушу, а вторая — с переходом от сапротрофного типа питания к питанию органическими веществами живых организмов (паразитизм на высших растениях). В результате выхода на сушу зооспоры постепенно заменяются конидиями, а в результате приспособления к паразитизму возникают специализированные приспособления к паразитному питанию — гаустории, характерные для облигатных паразитов.

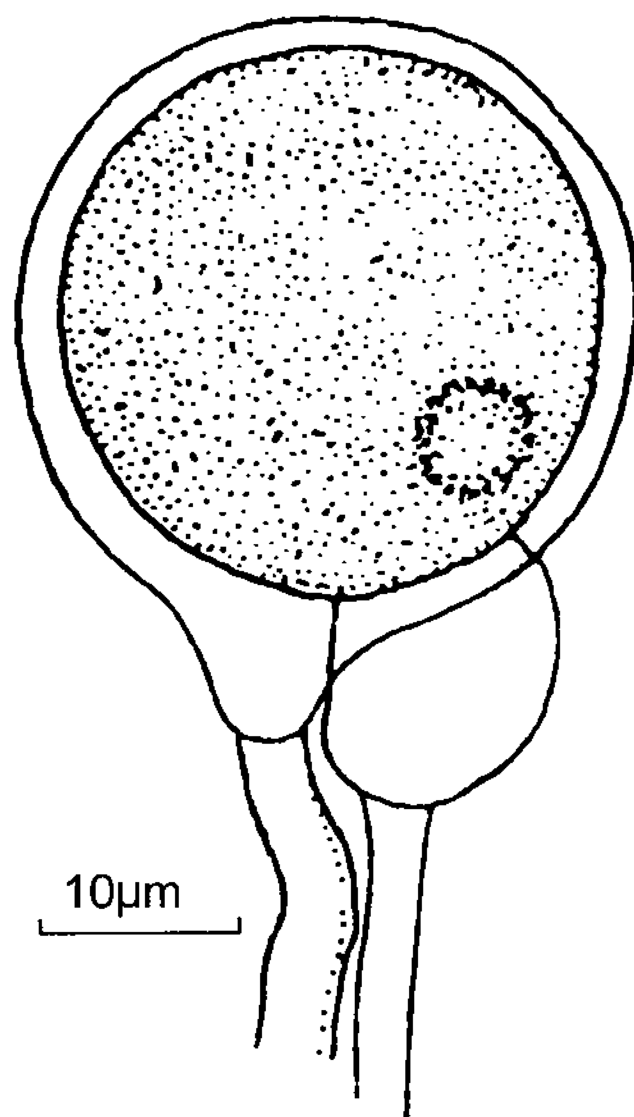


Рисунок 26. Оогоний и антеридий *Peronosporales*.

По строению спорангиеносцев и способам прорастания зооспорангиев порядок подразделяют на четыре семейства.

Семейство питиевые (*Pythiaceae*) объединяет в основном водные и почвенные грибы, среди которых факультативные паразиты наземных растений, развивающиеся в условиях повышенной влажности.

Виды рода питиум (*Pythium*) имеют очень тонкий мицелий, спорангиеносцы мало отличаются от гиф, зооспорангии цилиндрические, прорастают прямо на мицелии особым пузырем, в котором и формируются зооспоры (рис. 27). *P. debaryanum* — возбудитель “корнееда”, паразитирует на корнях сеянцев древесных пород и рассаде многих сельскохозяйственных растений (свёкла, капуста, огурец, табак, кукуруза и др.). Мицелий гриба проходит через клетки растения-

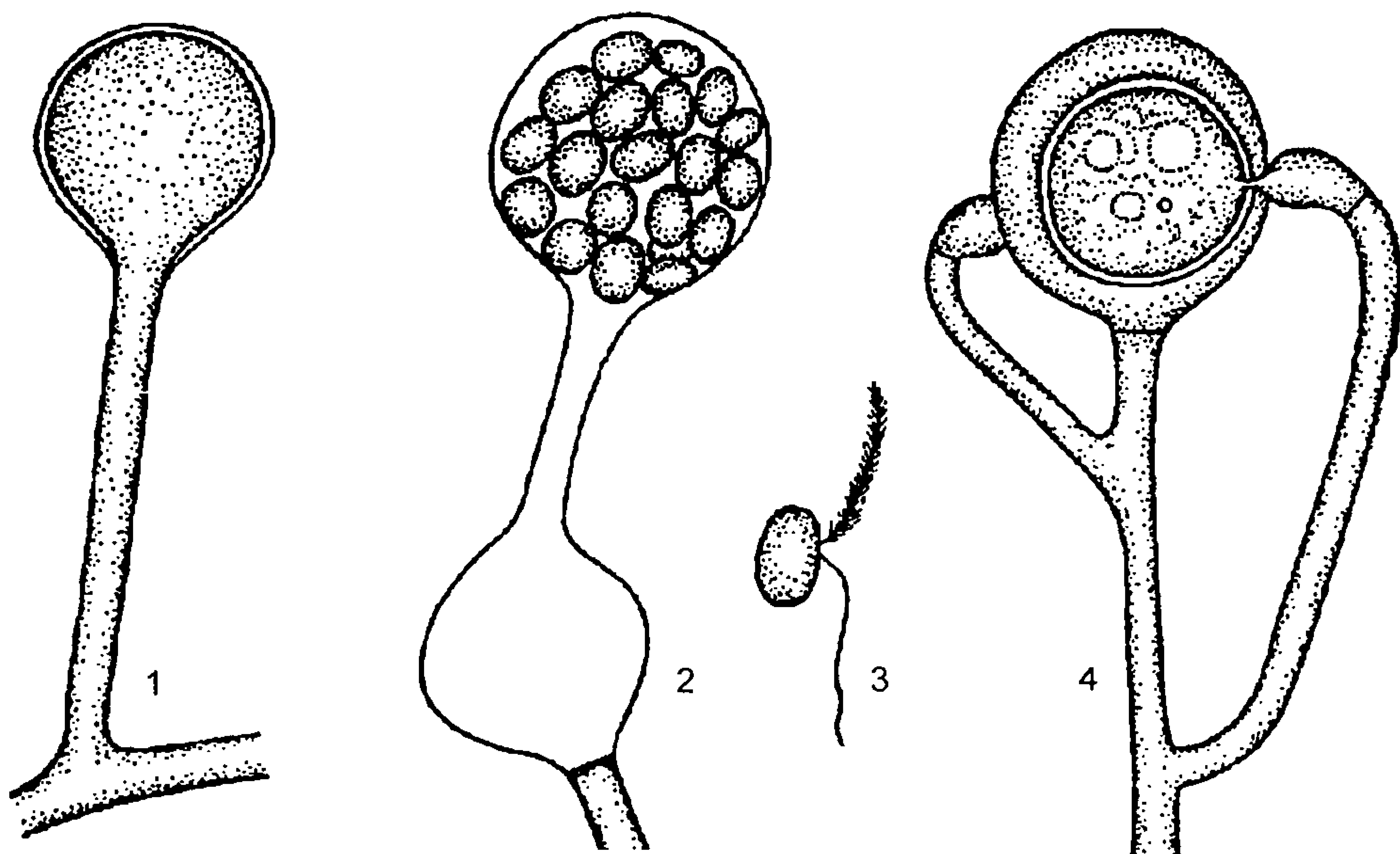


Рисунок 27. *Pythium debaryanum*. 1 — молодой зооспорангий с пузырём, 2 — прорастание зооспорангия, 3 — зооспора, 4 — половой процесс (оогоний с яйцеклеткой и два антеридия).

хозяина и быстро их убивает. При этом происходит утончение и почернение основания стеблей и гибель растений. *P. irregulare* поражает сахарную свеклу в течение всей вегетации, вызывая чёрный сосудистый некроз, проявляющийся в разрушении сосудов листьев и корней. Он поражает также всходы древесных пород, преимущественно в питомниках.

Семейство фитофторовые (*Phytophthoraceae*) включает около 70 видов, объединяемых в один род фитофтора (*Phytophthora*). Спорангиеносцы обычно хорошо отличимы от мицелия, ветвятся симподиально. Зооспорангии лимоновидные или яйцевидные с сосочком на вершине, который у части видов вскрывается крышечкой (рис. 28). Зооспорангии обычно опадают со спорангиеносцев и распространяются ветром и токами воды. При наличии капельно-жидкой воды зооспорангий прорастает зооспорами, которые выходят или по одной, или (иногда) группой, одетой общим пузырем. При отсутствии воды и высокой температуре зооспорангий прорастает как отдельная экзогенная спора — конидия, непосредственно в гифу, что рассматривается как приспособление к наземному



Рисунок 28. *Phytophthora infestans* — картофельный гриб: 1 — спорангиеносцы (конидиеносцы), высовывающиеся через устьица листа, 2 — спорангий (конидия), 3 — прорастание спорангия зооспорами, 4 — прорастание спорангия в гифу. 5 — зооспора, 6 — фитофтора на листьях и клубнях картофеля.

образу жизни. Поэтому спорангиеносцы и спорангии пероноспоровых (кроме семейства питиевых) называют, соответственно, конидиеносцами и конидиями.

Виды рода фитофтора могут питаться сапротрофно, но чаще паразитируют на растениях. Они имеют очень важное практическое значение, особенно так называемый "картофельный" гриб — *P. infestans*, паразитирующий на картофеле и томатах, и вызывающий заболевание фитофтороз, причиняющий большой ущерб при выращивании и хранении картофеля (рис. 28). Гриб поражает листья и клубни картофеля. Мицелий распространяется по межклетникам, проникая внутрь клеток хозяина специализированными ответвлениями — гаусториями. Через гаустории питательные вещества клеток организма-хозяина поступают в таллом гриба. Мицелий также может пробивать и стенки клеток, вызывая быстрое отмирание тканей растения-хозяина, что проявляется в появлении на пораженных листьях картофеля бурых пятен. С нижней стороны поражённого листа в области пятен виден беловатый налет, состоящий из пучков спорангиеносцев со спорангиями (или конидиями), которые высовываются из устьиц. Образование ооспор в тканях отмерших листьев у *P. infestans* наблюдается редко. Гриб гетероталличен.

Паразит был завезен в Европу из Южной Америки вместе с картофелем в 1830-е гг. и уже в 1845 г. вызвал первое массовое заболевание, **эпифитотию**, этой культуры. Вспышки заболевания наблюдаются и в настоящее время. Один из основных способов борьбы — выведение устойчивых к фитофторе сортов картофеля и томатов.

Семейство пероноспоровые (*Peronosporaceae*) включает наземных облигатных паразитов высших растений. Конидиеносцы резко отличаются по морфологии от мицелия, определённым образом ветвятся (рис. 25). Спорангии отделяются от спороносца и распространяются всегда как отдельная спора — конидия, прорастают они у разных родов по-разному: зооспорами или гифой. Мицелий межклеточный с гаусториями. Конидиеносцы с конидиями выходят пучками из устьиц обычно на нижней стороне поражённых листьев, образуя беловатый налет, особенно обильный во влажную прохладную погоду. За такой характер поражения грибы этого порядка получили название ложных мучнисторосяных грибов, или ложная мучнистая роса. Оогонии, антеридии и ооспоры формируются в межклетниках растения-хозяина в основном на уже отмерших частях растений. Разделение на роды основано на типах ветвления конидиеносцев.

Род плазмопара (*Plasmopara*) имеет моноподиально ветвящиеся конидиеносцы (рис. 25, *3*). Спорангии у разных видов прорастают или зооспорами, или содержимое спорангия выходит целиком, одевается оболочкой и прорастает в гифу. Плазмопара виноградная (*P. viticola*) паразитирует на винограде, вызывая одно из наиболее вредоносных заболеваний этой культуры, известное под названием "мильдью", или ложная мучнистая роса. Поражаются листья, усики, ягоды и молодые побеги. Ооспоры зимуют в отмершей ткани листьев и ягод. Родина плазмопары виноградной — Америка, откуда гриб был завезён в Европу ещё в позапрошлом веке. Способ борьбы — многократное опрыскивание плантаций винограда бордосской жидкостью (смесь медного купороса со свежегашеной известью).

Уже в XX веке из Северной Америки был завезён другой фитопатогенный гриб этого рода — *P. helianthi*, паразитирующий на подсолнечнике.

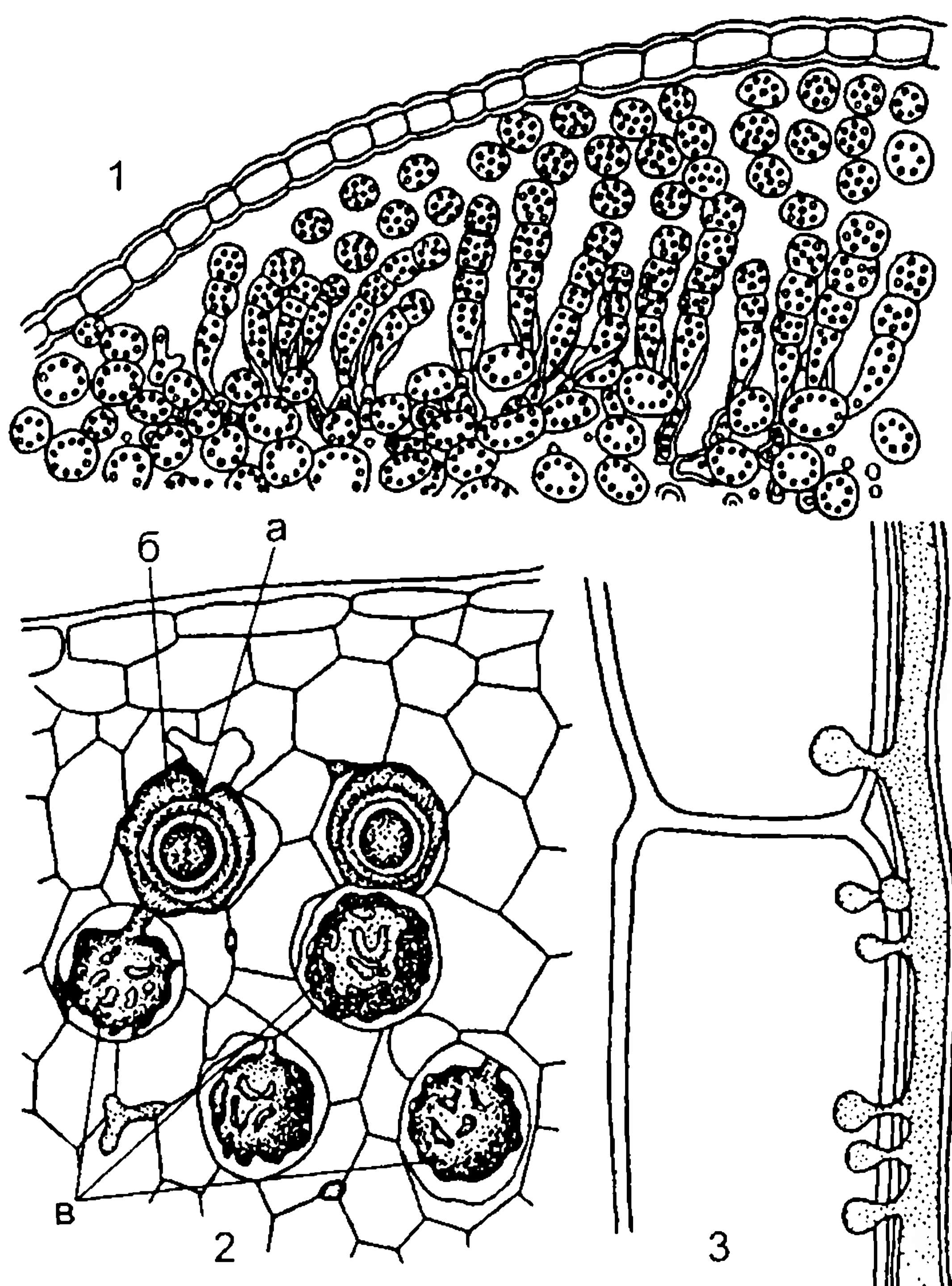


Рисунок 29. *Albugo candida*. 1 — спорангиеносцы со спорангиями под эпидермисом растения, 2 — оогонии (а), антеридии (б) и ооспоры (в) в тканях растения-хозяина, 3 — мицелий и гаустории в тканях растения.

Род пероноспора (*Peronospora*) имеет дихотомически ветвящиеся конидиеносцы и конидии, всегда прорастающие в гифу. Включает очень много опаснейших паразитов сельскохозяйственных растений: *P. tabacina* паразитирует на табаке; *P. schachtii* — на свёкле; *P. destructor* — на луке; *P. pisi* — на горохе и т.д. (рис. 25, *4*).

Семейство альбуговые (*Albuginaceae*) так же, как и предыдущее, включает облигатных паразитов высших растений, но конидии альбуговых, в отличие от пероноспоровых, располагаются друг за другом, образуя цепочки на коротких булавовидных конидиеносцах, расположенных палисадным слоем под эпидермисом растения-хозяина (рис. 29). По мере нарастания цепочек давление на эпидермис увеличивается, он разрывается, и конидии, отрываясь от цепочки, разносятся токами воздуха. Прорастают они зооспорами. *Albugo candida* паразитирует на растениях семейства крестоцветных, образуя на стеблях и листьях беловатые вздутые пятна.

Порядок пероноспоровые — самый большой по числу видов и важнейший в практическом отношении в классе оомицетов. Кроме *Peronosporales*, в этот класс входят еще два небольших по объёму порядка.

Порядок лептомитовые (*Leptomitales*)

Включает всего 20 видов из 8 родов; в основном сапротрофы, обитающие на растительных остатках в пресных водоёмах, загрязнённых органическими веществами. Мицелий имеет характерные перетяжки, или псевдосепты, придающие гифам септированный вид. Зооспорангии шаровидные, в оогонии одна яйцеклетка с периплазмой, что сближает эту группу грибов с пероноспоровыми. Репродуктивные органы часто располагаются на ножках. Для некоторых видов известен диморфизм зооспор, как у сапролегниевых. *Leptomitus lacteus* — широко распространённый вид, часто встречающийся в сточных водах (полисапроб) (рис. 30). Из конечных участков его тонкого мицелия или из участков гиф на некотором их протяжении образуются зооспорангии, иногда один за другим. Половой процесс у этого вида незвестен. Гриб не может усваивать аммо-

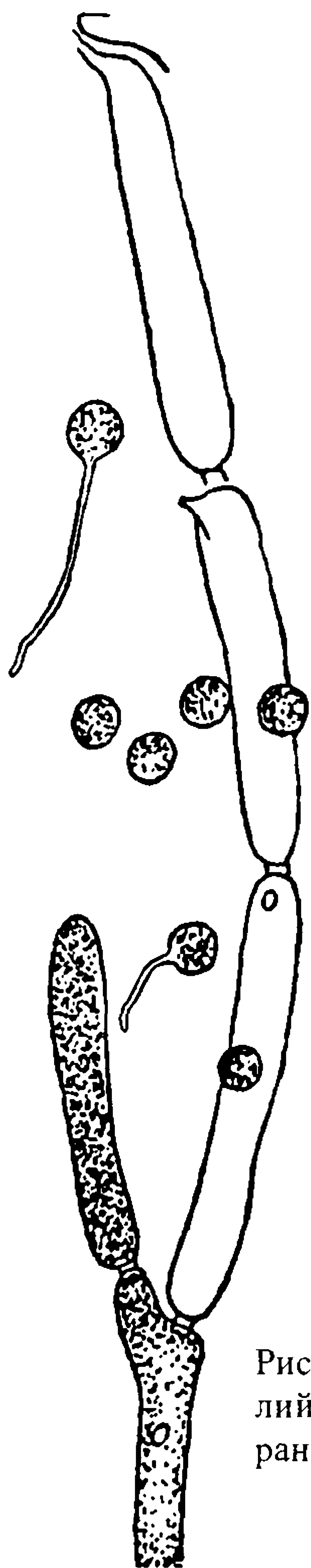


Рисунок 30. *Leptomitus:* мицелий с перетяжками, зооспорангий.

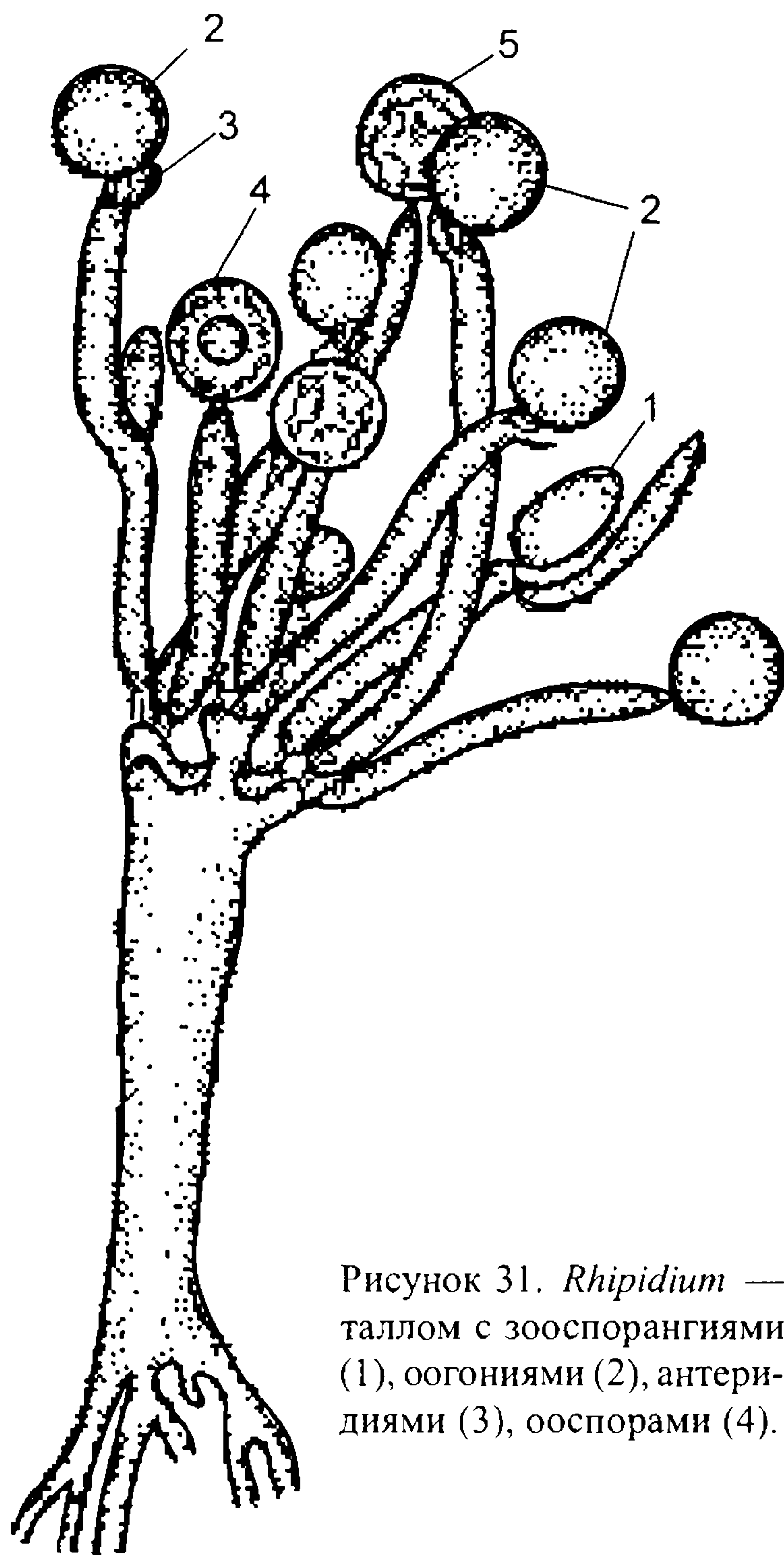


Рисунок 31. *Rhipidium* — таллом с зооспорангиями (1), оогониями (2), антеридиями (3), ооспорами (4).

нийный азот, а источником углерода для него служат аминокислоты. При обильном развитии мицелия *L. lacteus* он забивает водоочистные сооружения, орудия лова рыб, чем наносит определенный вред рыбоводству.

У видов рода рипидиум — *Rhipidium* имеется осевая часть в виде крупных цилиндрических или округлых клеток с ризоидами внизу и ветвями наверху. На этих ветвях располагаются овальные зооспорангии, шаровидные оогонии с ооспорами и мелкие слегка вытянутые клеточки — антеридии (рис. 31). Таким образом у видов этого рода появляется морфо-функциональная дифференцировка таллома, где ризоиды выполняют функции закрепления на субстрате и частично питания, осевая часть — опорную и питательную функции, а верхушечные ветви таллома — несут органы размножения и, соответственно, выполняют генеративные функции. Виды рода рипидиум (*Rhipidium*) развиваются на поверхности разлагающихся частей растений в воде, часто вместе с видами из порядков бластокладиевые (*Blastocladiales*) и моноблефаридовые (*Monoblepharidales*) из отдела хитридиомикота (*Chytridiomycota*), имеющие с ними внешнее сходство (рис. 39).

Порядок лагенидиевые (*Lagenidiales*)

Включает около 80 видов из 15 родов, которые, за небольшим исключением, являются облигатными внутриклеточными паразитами водных оомицетов, водорослей, ракообразных и моллюсков. Мицелий короткий, слабо развитый, что, вероятно, связано с внутриклеточным паразитизмом, зооспоры почковидные. *Lagenidium rabenhorstii* — часто встречающийся паразит спирогиры и других нитчатых водорослей из порядка зигнемовых *Zygnematales* (рис. 32).

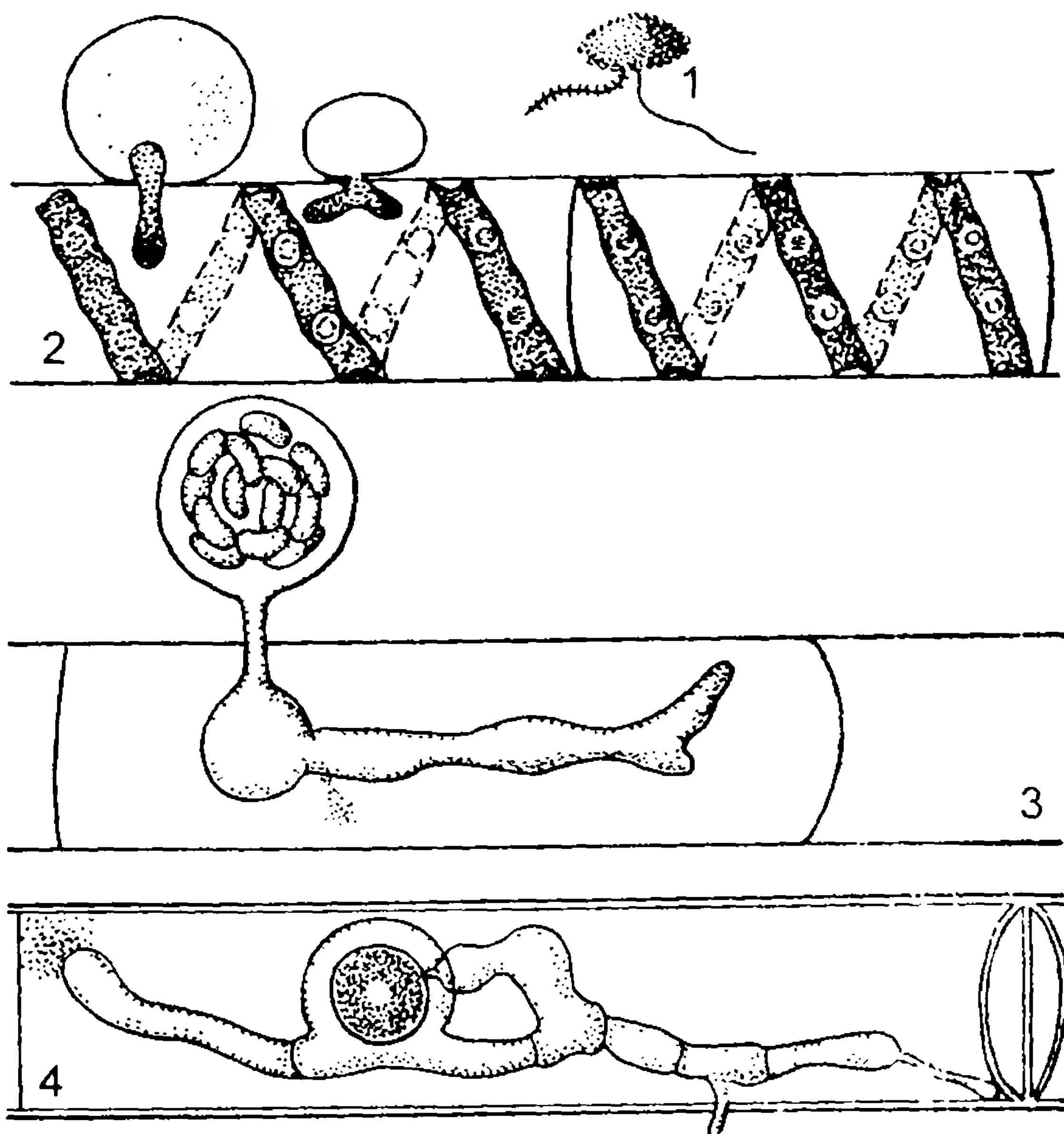


Рисунок 32. *Lagenidium rabenhorstii* в клетках *Spirogyra*: 1 — зооспора, 2 — проникновение паразита в клетку, 3 — образование и выход зооспор, 4 — половой процесс.

При сравнении представителей отделов *Hyphochytridiomycota* и *Oomycota* прослеживается их значительное сходство по основным таксономически значимым признакам: наличие перистого жгутика, целлюлозы, трубчатое строение крист митохондрий, тип синтеза лизина и триптофана, молекулярная структура рибосомальной РНК. На наш взгляд, это можно считать достаточным основанием для включения гифохитридиомицетов в ранге класса в отдел *Oomycota*, как это имеет место в системах Олайва (1975) и Гарибовой (1980). Потерю в цикле развития или при жизни (в определённых экологических условиях) одного (гладкого) жгутика, наблюдающуюся среди низших эукариот, например у зооидов (*Diatomeae*), и наличие хитина, что иногда встречается и среди оомикота, по нашему мнению, вряд ли можно считать достаточными основаниями для выделения гифохитридиомицетов в самостоятельный отдел.

ЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ (*FUNGI, MYCOTA, MYCETALIA*)

В состав клеточной стенки как основной компонент входит хитин в сочетании с β–глюканом, маннаном или (в отделе *Zygomycota*) с хитозаном. Подвижные стадии (зооспоры, гаметы) в цикле развития имеются только у представителей отдела *Chytridiomycota*. В этом случае они имеют один гладкий бичевидный жгутик, направленный назад. Биосинтез лизина идет через α-аминоадипиновую кислоту. Царство включает четыре отдела, предположительно филогенетически связанные между собой (табл. 7–8).

Таблица 7. Отделы и классы настоящих грибов *Mycota (Fungi)* (по "Dictionary of the fungi", 1995, 2001 гг.).

Отдел	Класс (1995)	Класс (2001)
Chytridiomycota	*Chytridiomycetes*	*Chytridiomycetes*
Zygomycota	*Zygomycetes* *Trichomycetes*	*Zygomycetes* *Trichomycetes*
*Ascomycota**		*Ascomycetes*[1] *Neolectomycetes* *Pneumocystidomycetes* *Saccharomycetes* *Schizosaccharomycetes* *Taphrinomycetes*
Basidiomycota	*Basidiomycetes* *Teliomycetes* *Ustomycetes*	*Basidiomycetes* *Urediniomycetes* *Ustilaginomycetes*
Mitotosporic fungi *Anamorphic fungi*[2]	Классы не обозначены	Классы не обозначены

* В "Dictionary of the fungi", (1995) отдел *Ascomycota* на классы не разделяется, т.к. по мнению авторов этого издания в настоящее время отсутствуют достаточные данные для их выделения (см. раздел *Ascomycota*).

[1] "Dictionary of the fungi", (2001)

[2] Несовершенные, митоспоровые или анаморфные грибы, не имеющие в цикле развития половой стадии в "Dictionary of the fungi", (1995, 2001) рассматриваются как формальная группа, не имеющая таксономического статуса.

Два отдела — хитридиомикота (*Chytridiomycota*) и зигомикота (*Zygomycota*) имеют вегетативное тело, состоящее из неклеточного мицелия. Другие отделы — аскомикота (*Ascomycota*), базидиомикота (*Basidiomycota*) и группа митотических ("Dictionary of the Fungi", 1995), или анаморфных ("Dictionary of the Fungi", 2001), грибов (mitotic fungi, или anamorphic fungi) — из клеточного мицелия.

Основные признаки отделов настоящих грибов представлены в таблице 8.

Таблица 8. Основные признаки отделов царства грибов *Mycota* (*Fungi*).

Признаки	Отделы				
	Chytridiomycota	*Zygomycota*	*Ascomycota*	*Basidiomycota*	Anamorphic fungi
Бесполое размножение	зооспоры	спорангиоспоры	конидии	Редко фрагменты гиф, конидии	конидии
Половое размножение	зиготы	зигоспоры	аскоспоры	базидиоспоры	отсутствует
Септа	отсутствует	отсутствует	присутствует простая перфорированная	присутствует перфорированная, специализированная долипоровая	присутствует простая перфорированная
Число видов	около 500	около 600	около 30000	около 25000	около 30000
Примеры	Возбудители рака картофеля – *Synchytrium endobioticum;* оспы кукурузы *Phyzoderma maydis.*	серая плесень (*Mucor*), арбускулярные микоризные грибы (*Glomus*)	дрожжи, обычные плесени (*Penicillium*), сморчки, трю-фели, многие патогены растений – мучнисто-росяные грибы	съедобные, ядовитые грибы, ржавчинные, головневые	плесени (*Aspergillus*), почве нные грибы (*Trichoderma*), многие патогены растений (*Alternaria, Botrytis*)

Отдел хитридиомикота (*Chytridiomycota*)

Класс хитридиомицеты (*Chytridiomycetes*)

Отдел включает один класс — хитридиомицеты (*Chytridiomycetes*). В цикле развития имеются подвижные стадии с одним гладким бичевидным жгутиком, направленным назад. В полисахаридный состав клеточной стенки входит комплекс — хитин с β-глюканом. В пределах группы прослеживается эволюция таллома от голой плазменной массы, амебоида, через одноклеточные формы с ризомицелием к хорошо развитому неклеточному мицелию с морфо-функциональной дифференцировкой его ветвей на ризоидальную, осевую и репродуктивную части. Виды с ризомицелием могут быть **моно-** и **полицентрическими**, т.е. иметь один или несколько центров формирования ризомицелия и генеративных органов (зооспорангиев или гаметангиев).

Половой процесс — холо-, изо-, гетеро- и оогамия. Бесполое размножение — одножгутиковыми зооспорами.

Представители класса связаны в основном с водной средой обитания. Большинство из них — паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных. Есть наземные почвенные виды, паразитирующие на высших растениях в условиях повышенной влажности. Значительно меньшую часть составляют сапротрофы, поселяющиеся в воде на растительных и животных остатках.

В состав класса включают шесть порядков, выделяемых в основном по уровню организации таллома и типу полового процесса. При выделении порядков хитридиомицетов в настоящее время существенное значение придается ультраструктурным особенностям зооспор: конфигурации митохондрий, расположению рибосом и микротрубочек, наличию и расположению липидных глобул, особенностям строения жгутикового аппарата.

Основные порядки: *Chytridiales*, *Blastocladiales*, *Monoblepharidales*.

Порядок хитридиевые (*Chytridiales*)

Включает виды, имеющие микроскопический таллом, который представлен амебоидом или клеткой с ризомицелием. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, половое — изо- или гетерогамия. В зооспоре часто имеется одна крупная липидная глобула, митохондрии и рибосомы, компактно расположенные в центре клетки (рис. 40, *Г*). Хитридиевые — паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных и высших растений. Несколько представителей порядка являются сапротрофами, живущими в водной среде. Это самый большой порядок в классе, объединяющий около 400 видов из 80 родов.

Род ольпидиум (*Olpidium*). Таллом примитивный в виде амебоида, который, одеваясь оболочкой, целиком превращается в один зооспорангий. Хорошо изучен характерный в общих чертах для всего порядка хитридиевых цикл развития *O. viciae*, паразитирующего на корнях, листьях и стеблях горошка (*Vicia unijuga*) (рис. 33). Одноядерная зооспора, попав на растение, теряет жгутик, ползает амёбоообразно, затем одевается оболочкой и переливает свое содержи-

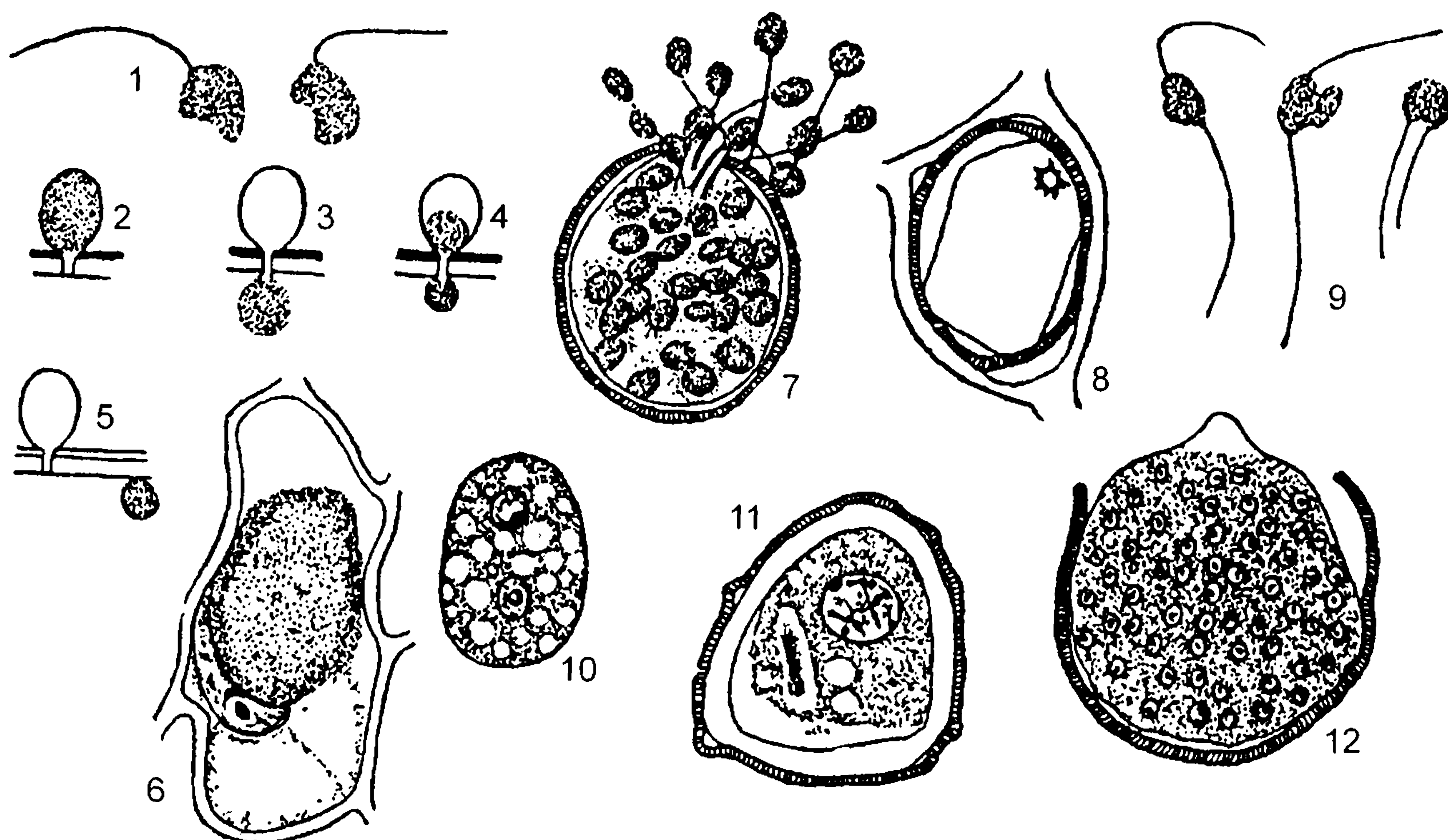


Рисунок 33. Цикл развития *Olpidium viciae*: 1 — зооспоры, 2–4 — переливание содержимого зооспоры в клетку растения-хозяина, 5–6 — тело паразита в клетке растения-хозяина, 7 — зоспорангий паразита в клетке хозяина и выход зооспор, 8. — опустевшая клетка хозяина, 9 — слияние подвижных клеток, планозигота, 10 — циста в клетке хозяина, 11 — кариогамия и мейоз в цисте, 12 — прорастание цисты в зооспорангий.

мое в эпидермальную клетку хозяина. Там тело паразита разрастается, становясь многоядерным за счёт повторных митотических делений исходного ядра зооспоры, затем превращается в зооспорангий, одеваясь оболочкой. Содержимое зооспорангия распадается по числу ядер на зооспоры. Такой цикл развития может повторяться неоднократно в течение лета. Продолжительность одного цикла — 5–10 дней. При задержке прорастания спорангия или в условиях голодания зооспоры, вышедшие из зооспорангия, функционируют как гаметы. Они попарно сливаются, образуя двужгутиковую подвижную планозиготу, которая переливает своё содержимое в эпидермальную клетку растения-хозяина. Внутри клетки двуядерная зигота одевается толстой двуслойной оболочкой и превращается таким образом в цисту. После периода покоя (зимовки) ядра цисты сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится мейотически, затем следует ряд митозов, после чего циста прорастает в зооспорангий с зооспорами. Таким образом, у *O. viciae* имеется поло-

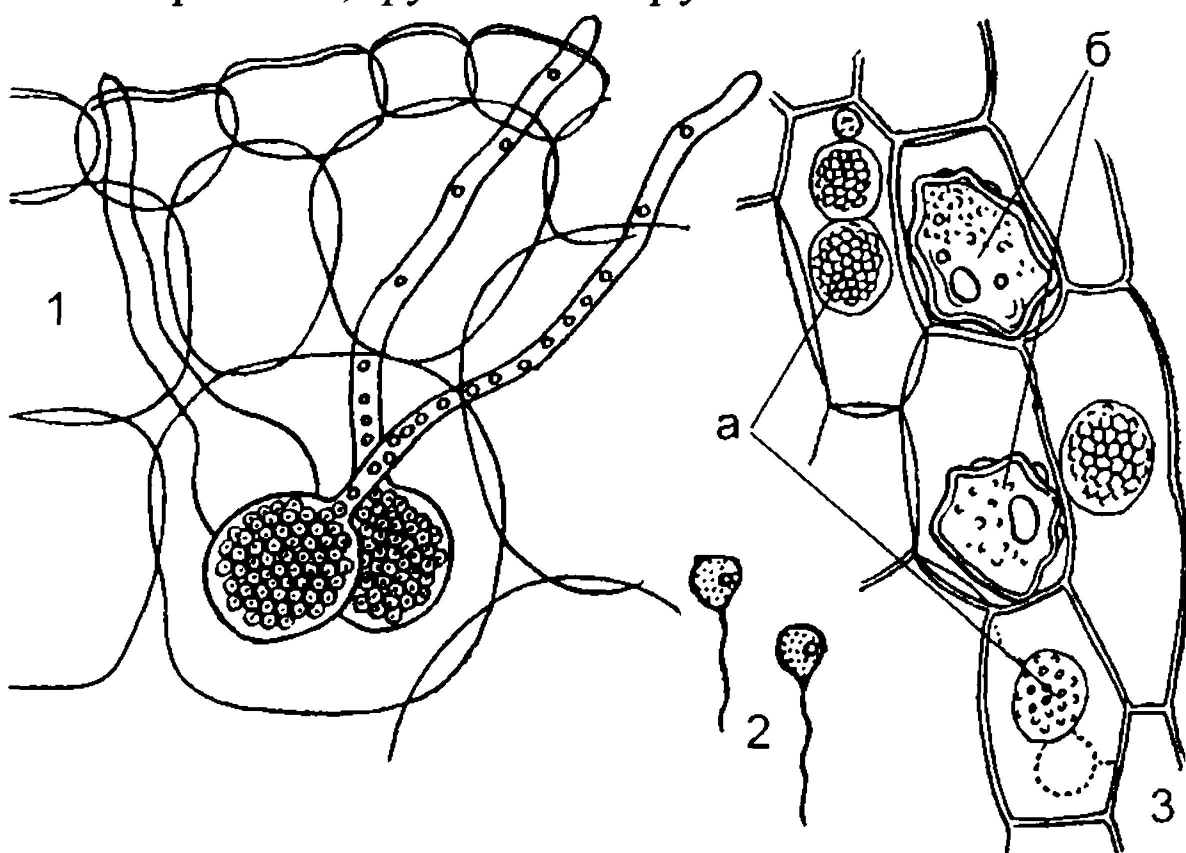


Рисунок 34. *Olpidium brassicae* — возбудитель "черной ножки" капусты: 1 — зооспорангии в клетке хозяина; 2 — зооспоры; 3а — протопласты и б — покоящиеся споры в клетках хозяина.

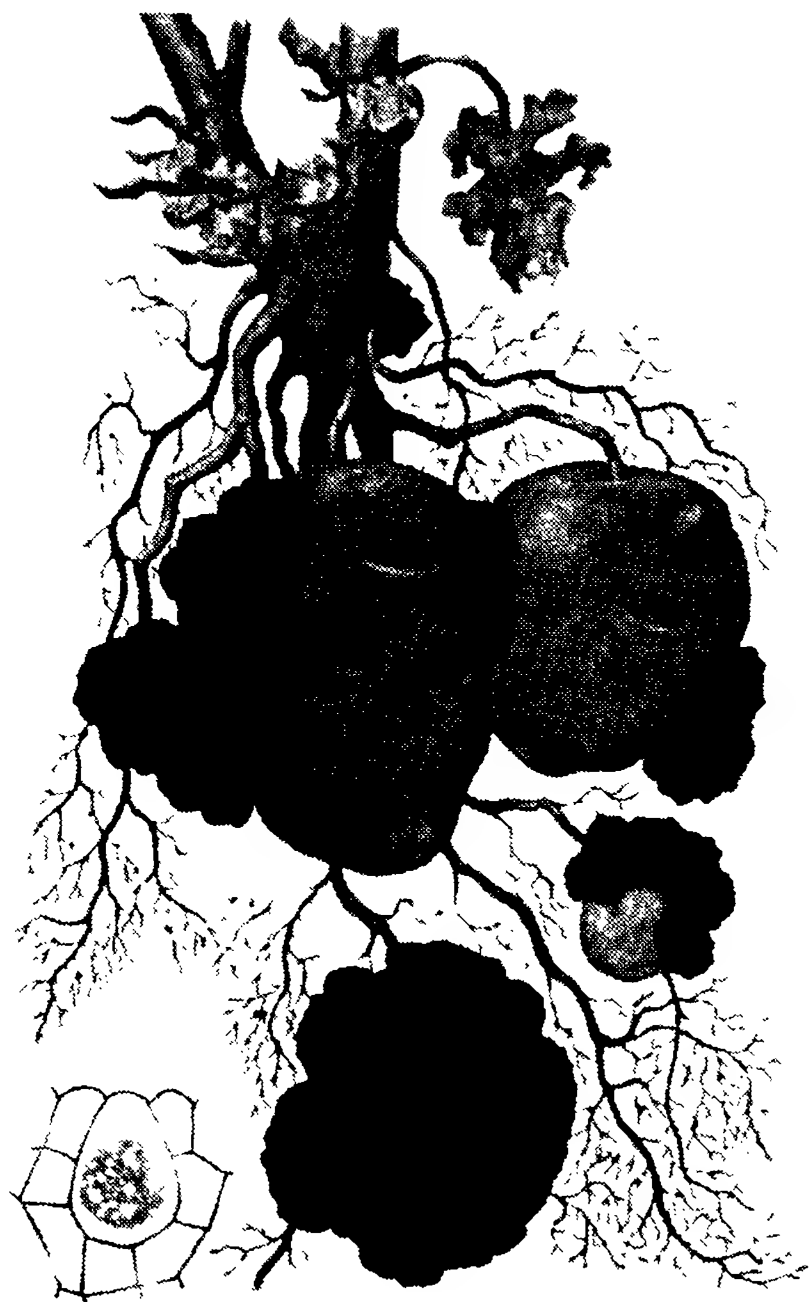


Рисунок 35. Рак картофеля, вызываемый *Synchytrium endobioticum* — внешний вид пораженного растения.

вой процесс и бесполое размножение со сменой ядерных фаз, причём преобладает гаплоидное состояние.

Близкий вид *O. brassicae* паразитирует на рассаде капусты, особенно в парниках, вызывая заболевание "чёрная ножка". Гриб поражает корни и корневую шейку рассады, особенно в условиях загущенных посевов и избыточной влажности. Цикл развития в общих чертах сходен с *O. viciae*. Отличительной чертой является то, что зооспорангии *O. brassicae* расположены более глубоко в клетках растения-хозяина, поэтому для выхода зооспор они образуют длинные выводные трубки (рис. 34).

Род синхитриум (*Synchytrium*) отличается от предыдущего тем, что из его многоядерного разросшегося в ткани хозяина амебоида образуется группа — **сорус** зооспорангиев. Виды этого рода паразитируют на высших растениях, вызывая образование небольших галлов на листьях и стеблях или опухолей на корнях, клубнях и столонах картофеля (рис. 35). Бытовое название этого заболевания — рак картофеля. Болезнь относится к числу карантинных заболеваний. Образование опухоли происходит за счёт интенсивного деления и разрастания клеток растения-хозяина под действием внедрившегося в ткань паразита — *S. endobioticum*. Потери урожая от рака могут составлять 40–60 %. Основные меры борьбы — выведение устойчивых сортов, правильный севооборот. Виды родов ольпидиум и синхитриум могут быть переносчиками вирусов растений.

Прогрессивными этапами в эволюции талломов хитридиевых грибов считаются роды и виды, имеющие ризомицелий, отходящий от центральной первично одноядерной клетки — моноцентрический таллом. Такое строение имеет представитель рода *Rhizophydium* — *R. pollinus-pini*, живущий на пыльце высших растений, попавшей в воду. Его одетое оболочкой одноклеточное вегетативное тело развивается из зооспоры и остаётся на поверхности субстрата — на клетке пыльцы, а внутрь клетки отходят тонкие разветвлённые безъядерные нити ризомицелия, обеспечивающие питание особи. Основная часть таллома, находящаяся на субстрате, затем целиком превращается в зооспорангий (рис. 36).

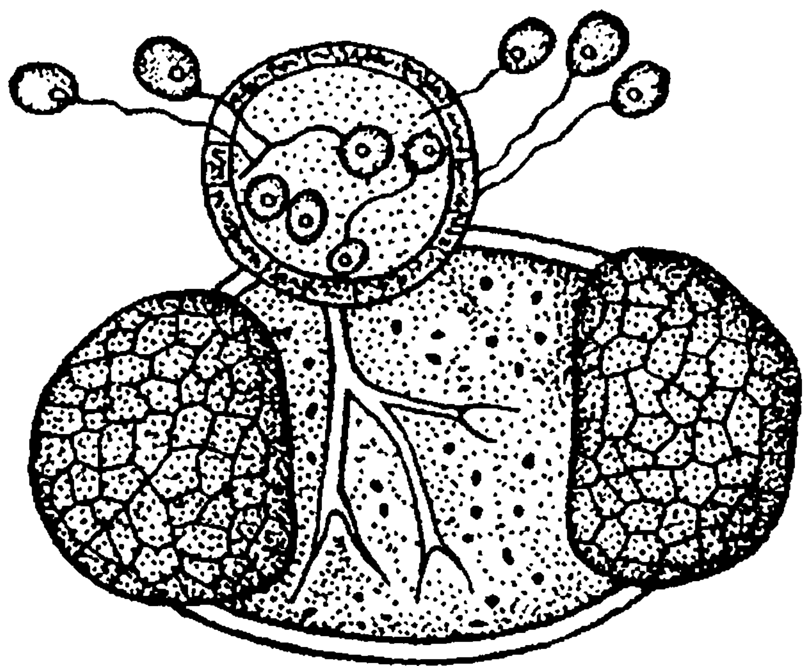


Рисунок 36. *Rhizophydium pollinis-pini* — зооспорангий с ризомицелием на пыльце сосны.

В ходе эволюции хитридиевых грибов ризомицелий получает все большее развитие. Примером этого может служить род полифагус — *Polyphagus* с наиболее изученным видом *P. euglenae*, паразитирующим на эвгле-

нах. Его зооспора со светочувствительной глобулой золотистого цвета находит места неподвижных инцистирующихся эвглен, останавливается и одевается тонкой оболочкой. Она прорастает ризомицелием, внедряющимся кончиками своих ответвлений в эвглен, и может захватывать таким образом более 50 особей. Из разросшегося тела бывшей зооспоры развивается зооспорангий в виде мешковидного бокового выроста. В него переходит ядро, многократно там делится, после чего содержимое выроста распадается на зооспоры, выходящие через отверстия на вершине зооспорангия (рис. 37). При недостатке питания происходит половой процесс, при котором меньшая, предположительно мужская, особь образует по направлению к более крупной, вероятно, женской особи, длинный вырост. Этот вырост вздувается на конце в удлиненный пузырь с шиповатой оболочкой. В него переходит содержимое обоих выростов, после чего он отделяется от них перегородками и превращается в покоящуюся спору. Весь процесс, получивший название **сифоногамии,** длится примерно 12 часов. Через несколько месяцев зигота (покоящаяся спора) прорастает, образуя мешковидный зооспорангий. При этом два ядра зиготы сливаются в молодом зооспорангии (кариогамия) и, предположительно, перед образованием зооспор происходит редукционное деление с последующим митотическим делением (мейоз) образовавшихся при мейозе гаплоидных ядер (рис. 37).

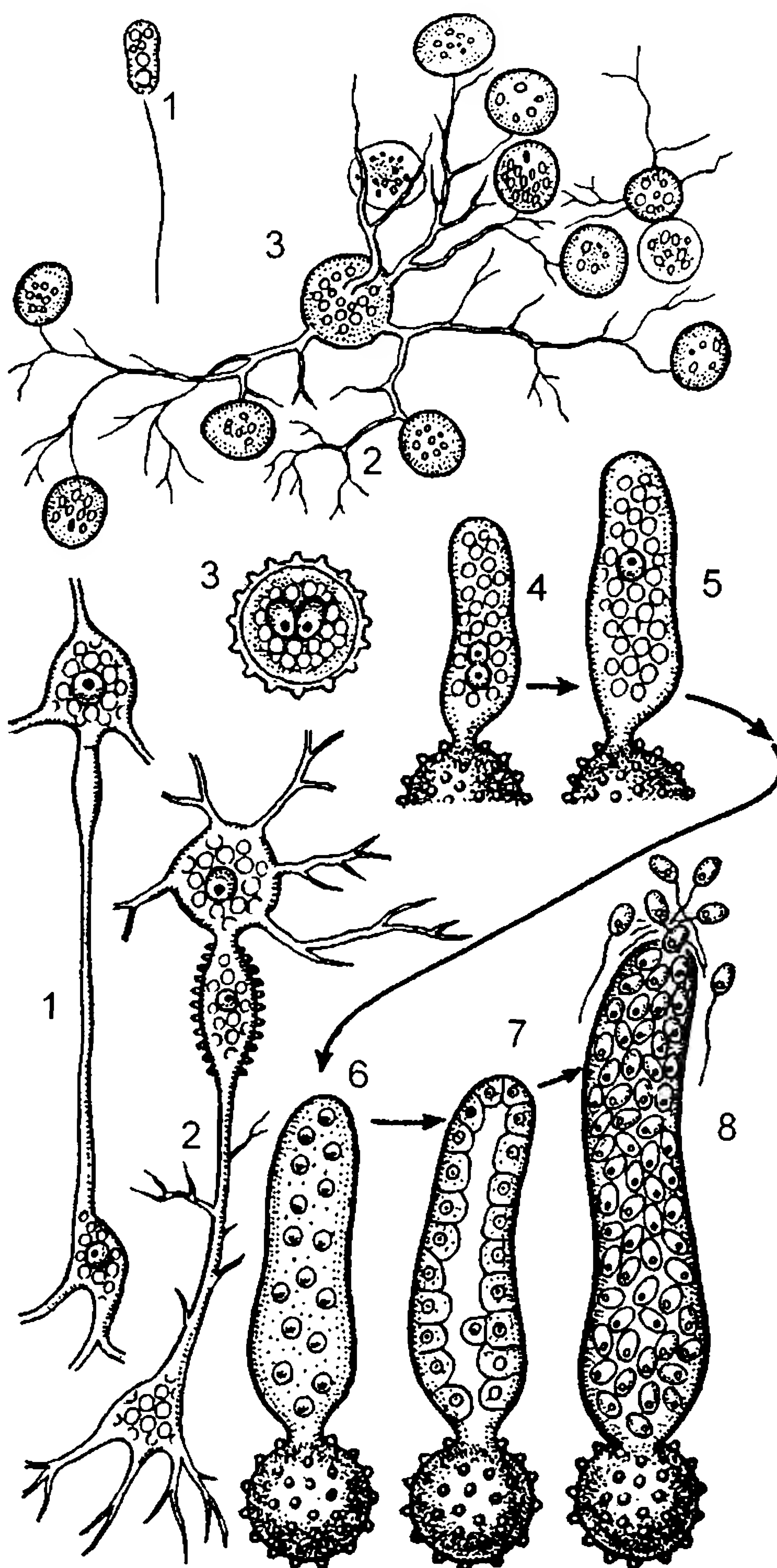


Рисунок 37. *Polyphagus euglenae* Вверху: 1 — зооспора, 2 — ризомицелий, внедрившийся в эвглен; 3 — тело бывшей зооспоры. Внизу — половой процесс:1–2 — слияние мужской (меньшей) и женской (большей особей); 3 — зигота; 4–8 — прорастание зиготы с образованием зооспорангия.

У некоторых хитридиевых грибов, паразитирующих на высших растениях, на ризомицелии, обычно захватывающем несколько клеток растения-хозяина, образуются расширения, состоящие из одной или нескольких клеток с собственным ядром в каждой. Эти клетки называются **собирательными**, и каждая из них может прорасти в ризомицелий, зооспорангий или в цисту. Такой тип таллома хитридиевых называется **полицентрическим**. Он характерен для рода *Physoderma*, вида *P. maydis*, паразитирующего на кукурузе в тропических и субтропических областях и вызывающего пятнистость листьев — “оспу кукурузы” Для видов рода физодерма (*Physoderma*) характерен следующий цикл развития. Зооспоры, попадая на поверхность листьев или стеблей растения-хозяина, одеваются оболочкой, образуют ризомицелий, который внедряется в клетки, а за-

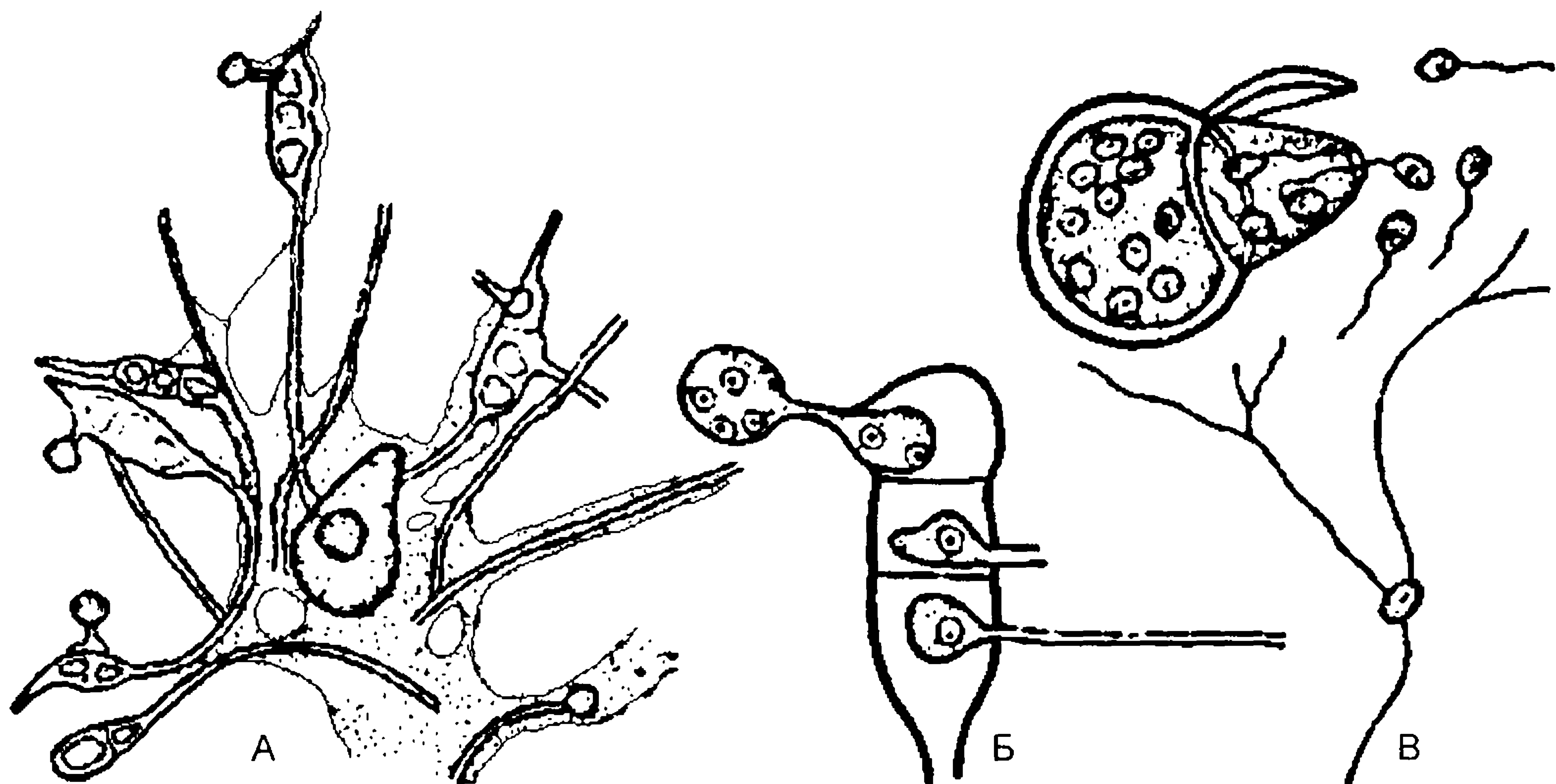


Рисунок 38. *Phyzoderma:* А — прорастание собирательных клеток внутри клетки растения-хозяина; Б — прорастание собирательных клеток: вправо — вегетативно, влево — с образованием цисты; В — прорастание цисты.

тем центральная часть особи превращается в эфемерный гаметангий. При копуляции вышедших из гаметангия изогамет образуется подвижная планозигота, которая заражает ткань растения и разрастается там в ризомицелий с собирательными клетками. Из них развиваются многоядерные цисты, освобождающиеся после разрушения клеток ткани хозяина, Цисты прорастают, открываясь крышечкой, и выпускают зооспоры, с которых цикл повторяется. Предполагается, что перед прорастанием цисты происходит редукционное деление и, таким образом, у видов рода физодерма в цикле развития присутствует смена гаплоидного и диплоидного поколений (рис. 38).

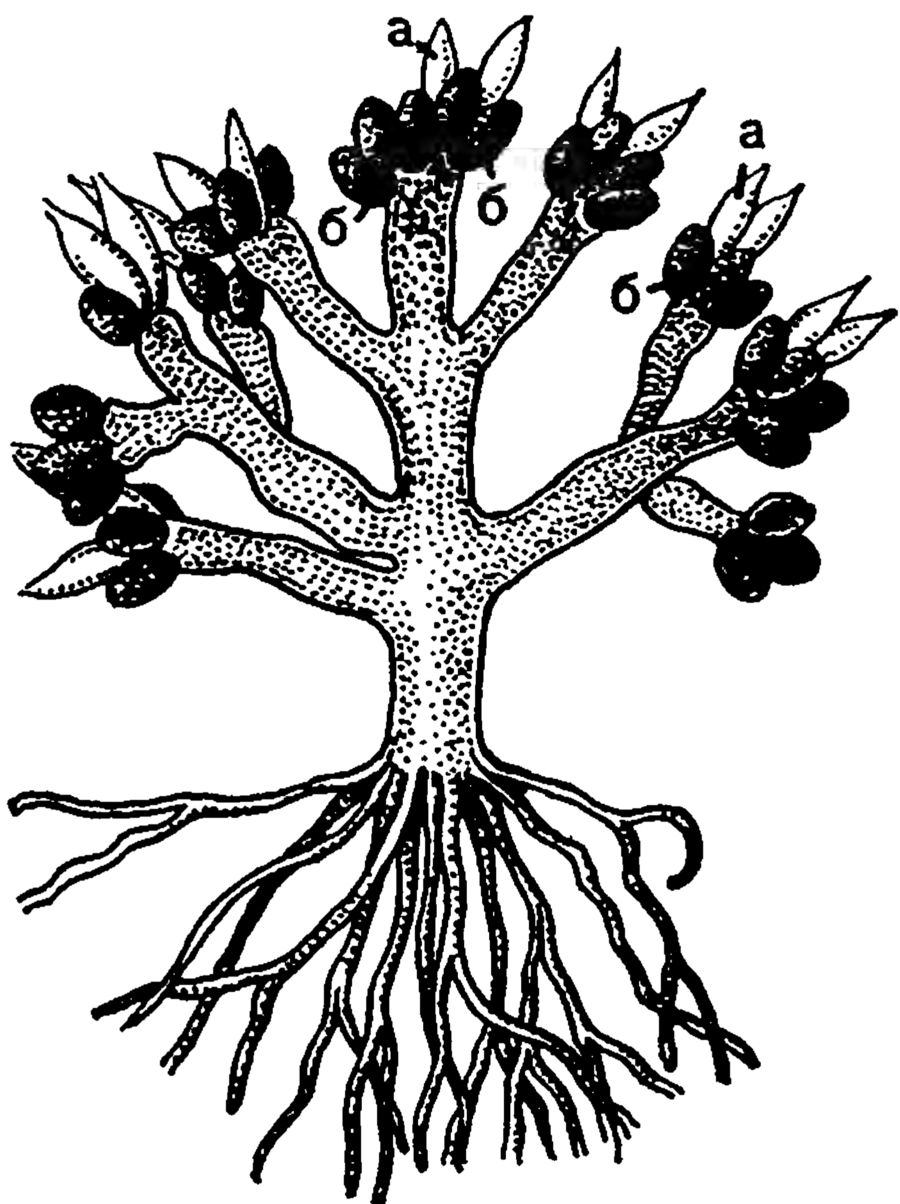


Рисунок 39. *Blastocladia* — таллом с репродуктивными органами: а — зооспорангии, б — цисты.

Порядки бластокладиевых (*Blastocladiales*) и моноблефаридовых (*Monoblepharidales*)

Виды двух других относительно небольших по объёму и близких порядков: бластокладиевых (*Blastocladiales*) (около 50 видов) и моноблефаридовых (*Monoblepharidales*) (около 20 видов) — являются в классе хитридиомицетов дальнейшими этапами эволюции талломов в направлении морфо-функциональной дифференциации Они имеют в основном хорошо развитый макроскопический таллом из неклеточного мицелия, дифференциро-

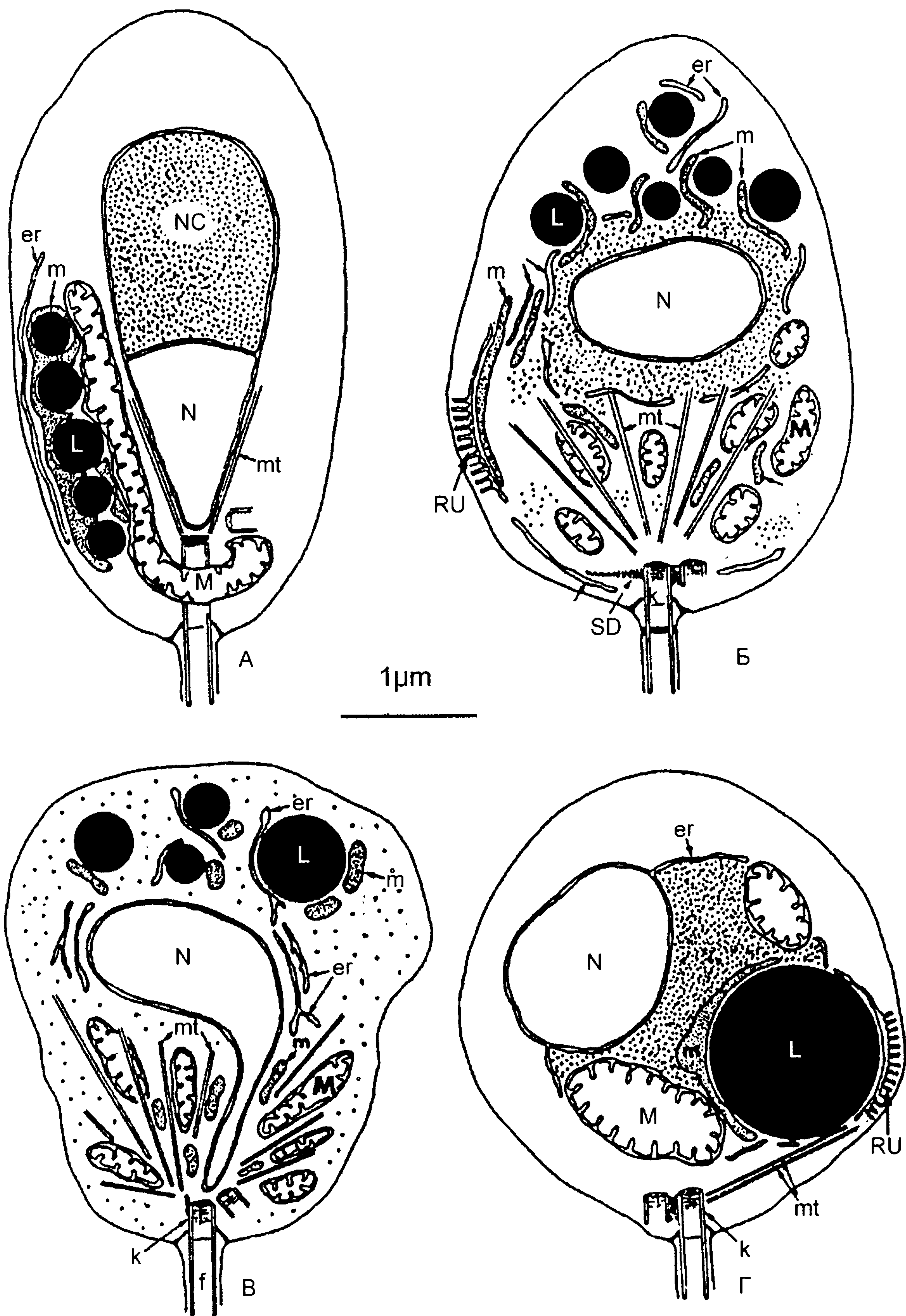


Рисунок 40. Ультраструктура зооспор хитридиевых грибов: А — *Blastocladiales;* Б — *Monoblepharidales;* В — *Spizellomycetales;* Г — *Chytridiales.* Условные обозначения: er — эндоплазматический ретикулюм, f — жгутики, k — кинетосомы, l — липидные глобулы, M — митохондрии, m — микротела, mt — микротрубочки, N — ядро, NC — ядерный колпачок (рибосомы), SD — исчерченный диск, RU — румпосомы.

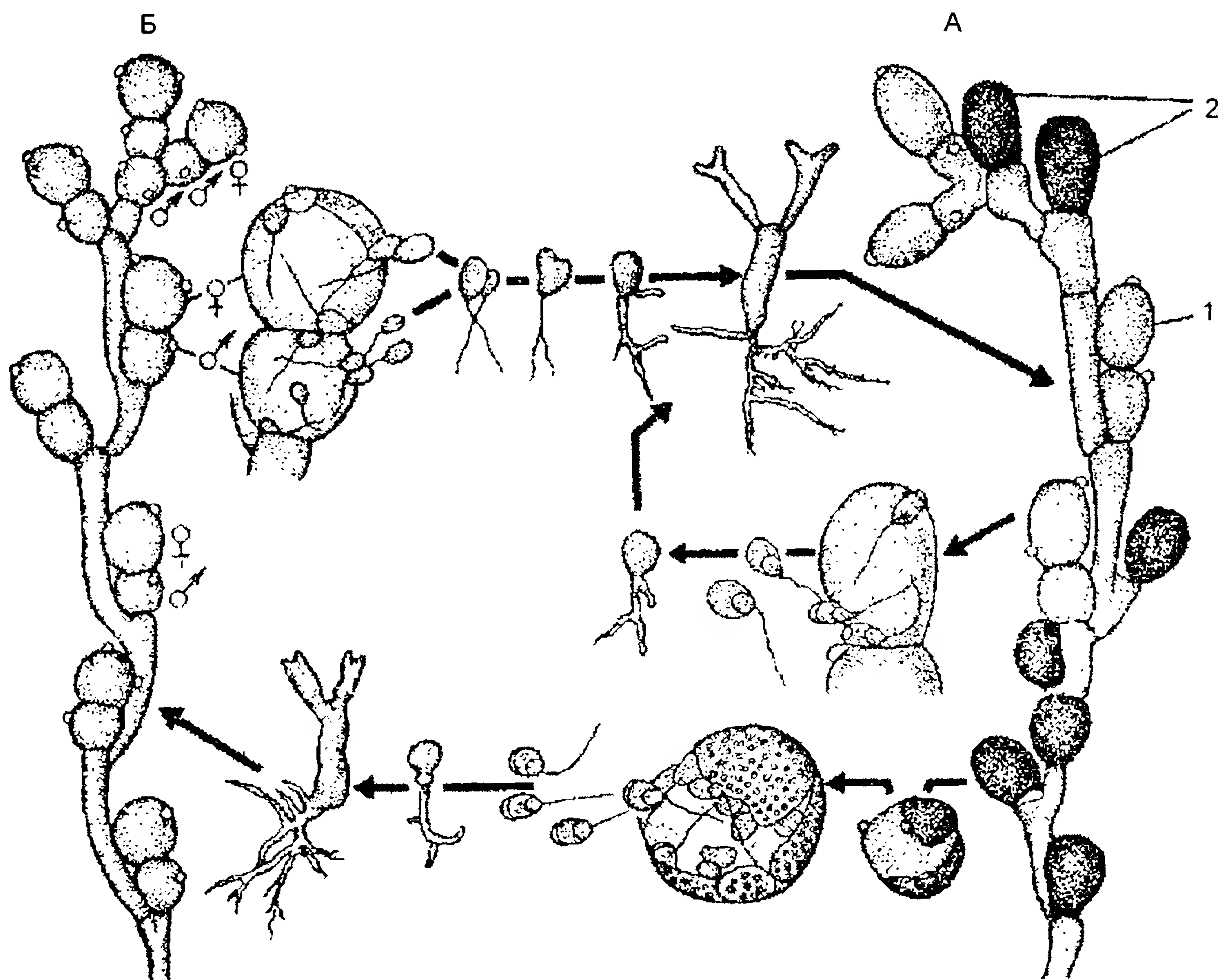


Рисунок 41. *Allomyces arbuaculus,* цикл развития: А — спорофит с зооспорангиями (1) и цистами (2), Б — гаметофит с гаметангиями

ванный на осевую части, ризоиды и боковые ветви, обычно несущие репродуктивные органы (зооспорангии, гаметангии). Такой типичный таллом имеют виды рода бластокладия (*Blastocladia*) (рис. 39). Бесполое размножение у представителей обоих порядков осуществляется типичными одножгутиковыми зооспорами. У бластокладиевых половой процесс изо- или гетерогамия и четко выражена смена гаплоидного и диплоидного поколений. Зооспоры имеют несколько латерально расположенных жировых глобул, а рибосомы сконцентрированы над ядром в виде ядерного колпачка (рис. 40 *А*).

Виды рода алломицес (*Allomyces*) из порядка *Blastocladiales* обитают в воде и почве на остатках растений и трупах животных и широко распространены, но обычно не встречаются далее 40 градусов северной и южной широт. Их мицелий образует на субстрате хорошо заметный пушок до 1 см длиной. Он состоит из коротких ветвящихся гиф с перетяжками и ложными перегородками, возникающими на местах перетяжек несептированных гиф с очень широкими порами. В местах таких перегородок на мицелии диплоидного спорофита формируются зооспорангии и коричневатые покоящиеся цисты. При прорастании зооспорангиев образуются диплоидные зооспоры, дающие начало новым спорофитам. При прорастании цист происходит редукционное деление и формируются гаплоидные зооспоры. Они вырастают в гаплоидный гаметофит, по форме и степени развития такой же, как спорофит, но несущий женские и мужские гаметангии, обычно расположенные друг над другом. Женские гаметангии круп-

нее и не окрашены, мужские мельче и оранжевого цвета. Женские гаметы также крупнее мужских и в отличие от них не окрашены и менее подвижны. Женские гаметы выделяют половой гормон сиренин, привлекающий хемотаксически мужские гаметы. После их слияния образовавшаяся зигота прорастает в диплоидный спорофит. На нем вновь формируются диплоидные зооспорангии с зооспорами и толстостенные краснобурые покоящиеся цисты или спорангии. Последние после периода покоя и редукционного деления дают гаплоидные зооспоры, дающее новое поколение гаметофитов (рис. 41).

У моноблефаридовых половой процесс оогамия. В оогонии формируется одна или несколько яйцеклеток, а в антеридии развивается несколько подвижных одножгутиковых сперматозоидов. Смены поколений нет (рис. 42). У зооспор отсутствует большая липидная глобула. В них присутствуют рибосомы, а мелкие липидные глобулы расположены в зооспоре дисперсно (рис. 40 *Б*).

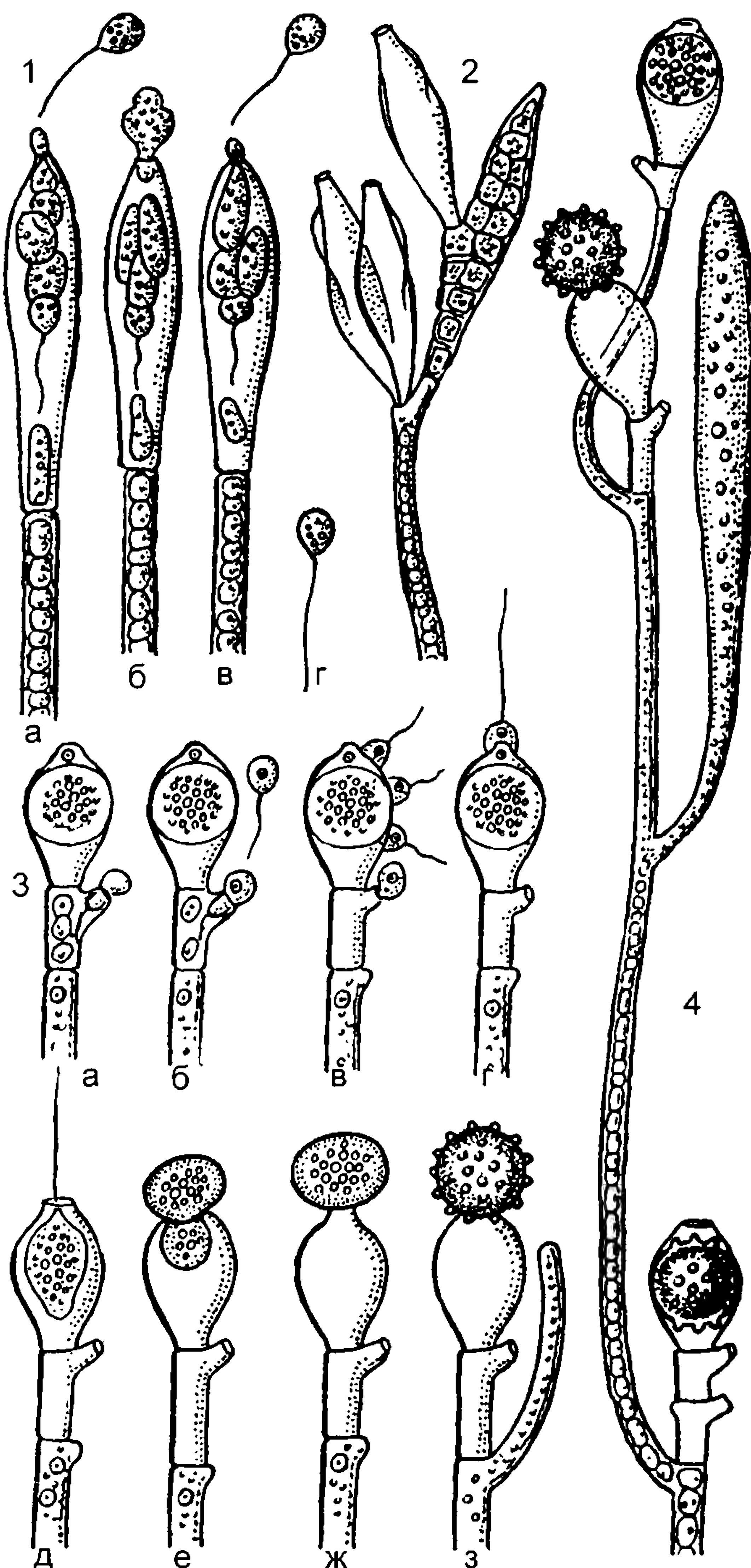


Рисунок 42. *Monoblepharis*: 1 — бесполое размножение: а–б — зооспорангий и выход зооспор, г — зооспоры; 2 — симподиальное ветвление зооспорангиев; 3 — половой процесс: а–в — оогоний с яйцеклеткой, антеридий и выход сперматозоидов; з–д — внедрение сперматозоидов в оогоний; е–з — выход оплодотворенной яйцеклетки из оогония и образование ооспоры; 4 — часть таллома с половыми органами, экзо- и эндогенными спорами

Порядок моноблефаридовых в классе хитридиомицеты наиболее высоко организованный по строению таллома и типу полового процесса. Его можно рассматривать как вершину эволюции в группе одножгутиковых грибов и одновременно как тупиковую ветвь, не давшую начала более высоко организованным формам.

Бластокладиевые и моноблефаридовые — водные сапротрофы, живущие на органических остатках в воде. Их мицелий обрастает мелкие веточки, находящиеся в водоёме, трупы насекомых. Отдельные представители порядков являются паразитами водных беспозвоночных, водорослей, водных грибов. Распространены в пресных водоёмах, некоторые обитают во влажной почве. Наиболее активный рост и развитие моноблефаридовых обычно

наблюдается весной и осенью, когда конкуренция с другими организмами водоёмов минимальна.

Порядок неокаллимастиговые (*Neocallimastigales*)

Интересный, относительно мало изученный порядок. Представляет собой очень специализированную группу. Включает облигатные анаэробные грибы, обитающие в кишечном тракте травоядных. Зооспоры одно- или многожгутиковые. Жгутики изоморфные, гладкие, без мастигонем. Вероятно, эти микроскопические грибы участвуют в расщеплении и усвоении животными клетчатки растительных организмов.

Отдел зигомикота (*Zygomycota*)

Подвижные стадии в цикле развития отсутствуют. Вегетативное тело — обильно разветвлённый неклеточный многоядерный мицелий, субстратный и воздушный. У части видов в зрелом состоянии образуются клеточные перегородки, разделяющие мицелий на отдельные многоядерные фрагменты. У немногих видов, в основном узкоспециализированных, таких как паразиты насекомых (энтомофторовые грибы) или паразиты других беспозвоночных (зоопаговые грибы), мицелий с самого начала его существования многоклеточный. В оболочках клеток содержится хитин в комплексе с хитозаном, что отличает эту группу от двух других отделов неподвижных хитинсодержащих грибов с клеточным мицелием — аскомицетов и базидиомицетов, у которых второй компонент клеточной стенки в основном глюкан, как и у хитридиомицетов. Запасное вещество — гликоген.

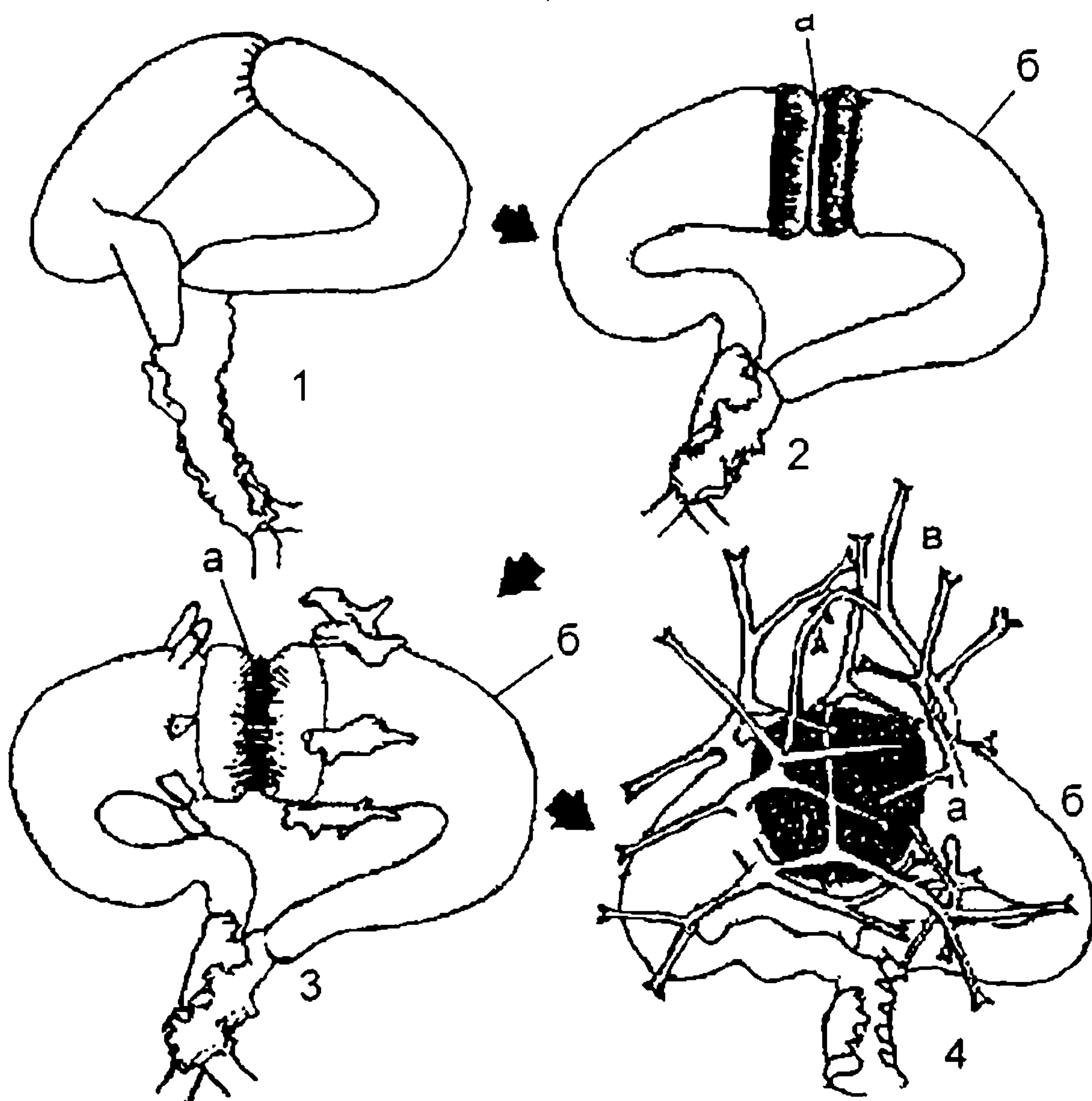


Рисунок 43. Развитие зигоспор при зигогамии *Phycomyces blakesleeanus*: 1 — начальная стадия, 2–3 — стадии образования зигоспоры: а — сливающиеся клетки, б — суспензоры; 4 — зрелая зигоспора: а — зигота, б — дихотомически разветвленные на концах отростки, в — суспензоры.

Бесполое размножение осуществляется неподвижными эндогенными спорангиоспорами, образующимися в спорангиях, или реже экзогенными конидиями. В ряде семейств можно проследить эволюцию бесполого размножения: видоизменение специализированных структур, анаморф, от эндогенных спорангиоспор через малоспоровые спорангии к экзогенным конидиям, что вероятно связано с переходом этих грибов к наземному образу жизни.

Половой процесс — зигогамия: слияние недифференцированного на гаметы содержимого двух клеток, отделяющихся перегородками от несущих их гиф (рис. 43, 1–2). По типу полового процесса отдел и получил своё название — зигомикота. Сливаться могут как одноядерные, так и многоядерные клетки. На месте слияния клеток формируется зигота, или покоящаяся **зигоспора**, которая одета толстой, часто скульптурированной оболочкой. На зиготе обычно остаются участки гиф, отделяющих гаметангии. Они отличаются по морфологии от остального мицелия и называются **суспензорами**, или **подвесками**, и часто как бы приподнимают зиготу над субстратом (рис. 43, *3–4*). После периода покоя происходит редукционное деление диплоидного ядра, и из зигоспоры вырастает короткая нить мицелия с **зародышевым спорангием** на конце. В отличие от обычных спорангиев бесполого размножения, в нём содержатся генетически неоднородные спорангиоспоры. Таким образом, основная часть жизненного цикла этих грибов приходится на гаплоидную фазу.

Отдел зигомикота включает более 500 видов, относящихся к двум классам: зигомицеты (*Zygomycetes*) и трихомицеты (*Trichomycetes*). Почти все они наземные организмы: в основном почвенные сапротрофы, в меньшей степени паразиты насекомых и других беспозвоночных, грибов, высших растений, теплокровных животных и человека.

Класс зигомицеты (*Zygomycetes*)

Характеристика класса в общих чертах повторяет характеристику отдела. По уровню организации и дифференцировки таллома, особенностям развития, морфологии анаморф и отчасти по эколого-трофическим признакам (специализация к конкретному субстрату или хозяину в значительной степени влияет на структуру таллома и может приводить к изменениям в бесполом и отчасти половом процессах) класс подразделяют на шесть порядков.

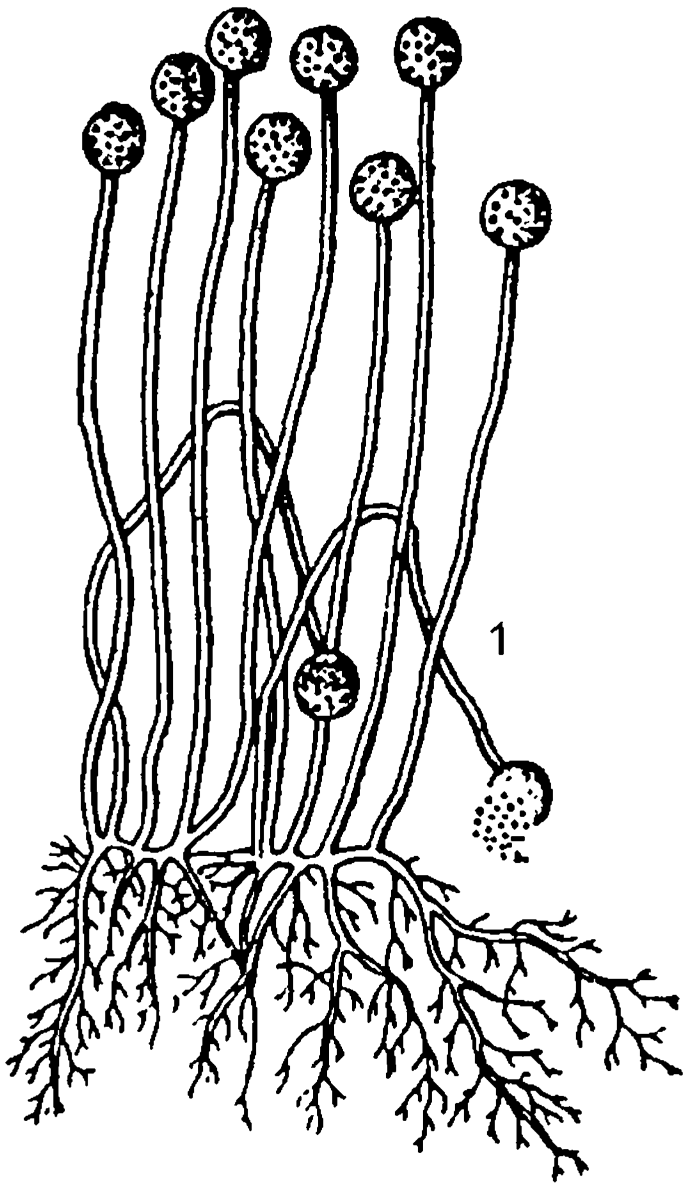
Основные порядки: *Mucorales, Endogonales, Entomophthorales, Zoopagales*.

Порядок мукоровые (*Mucorales*)

Самый большой по количеству видов порядок (около 400 видов), включающий в основном почвенных сапротрофов, особенно обильно развивающихся в окультуренных почвах, где они активно участвуют в круговороте органических веществ. Так же хорошо мукоровые развиваются на растительных остатках, навозе травоядных (копрофильные виды), на других грибах, в основном шляпочных или других мукоровых (микофильные виды). Некоторые виды паразитируют на теплокровных животных и человеке.

Бесполое размножение осуществляется эндогенными спорангиоспорами, редко конидиями. В этой группе 3/4 видов гетероталличны и 1/4 гомоталличны. Именно на этой группе грибов впервые было установлено явление гомо-гетероталлизма у грибов.

Наиболее широко в природе распространены виды рода мукор (*Mucor*). Его мицелий пронизывает субстрат (почву, растительные остатки, а также многие продукты питания: хлеб, овощи и др.), который покрывается сероватым на-



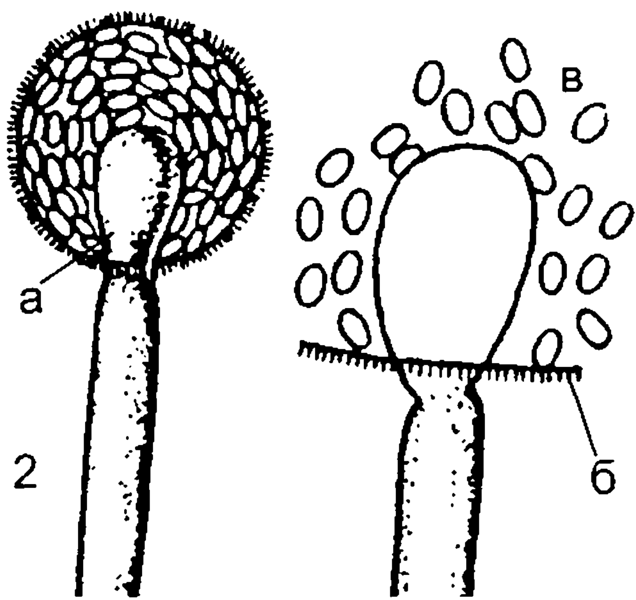


Рисунок 44. *Mucor*: 1 — спорангиеносцы со спорангиями, 2 — строение спорангия (а — колонка, б — воротничок, в — споры).

лётом водушного мицелия. Он в основном состоит из бесцветных гиф, сильно ветвится и не имеет перегородок, которые появляются у некоторых видов только при старении или при культивировании в жидкой среде. В последнем случае мицелий часто распадается по перегородкам на отдельные клетки, которые затем размножаются почкованием (так называемые "мукоровые дрожжи", например у *Mucor racemosus*). На мицелии в большом количестве формируются одиночные или сильно разветвленные спорангиеносцы с тёмно окрашенными шаровидными спорангиями на вершине. Эти спорангии хорошо заметны даже невооружённым глазом в виде буроватых и чёрных точек. В спорангиях содержатся многочисленные споры, которые освобождаются после расплывания или разрыва его оболочки. Каждая спора дает начало новому мицелию.

У видов рода *Mucor* спорангиеносец обычно вздувается внутрь спорангия, образуя **колонку**. У многих видов при разрушении оболочки спорангия у основания колонки остается её кутинизированная часть, образуя так называемый **воротничок** (рис. 44).

Для близкого и столь же широко распространенного рода ризопус (*Rhizopus*) характерно образование толстых воздушных гиф, **столонов**, которые располагаются над субстратом. В том месте, где они с ним соприкасаются, образуются ризоиды, внедряющиеся в субстрат, а вверх в этом месте отходят пучки неразветвлённых спорангиеносцев со спорангиями (рис. 45). Виды рода ризопус вызывают серую, или головчатую, плесень овощей и фруктов, нанося значительный ущерб при хранении. Являются возбудителями сухой гнили початков кукурузы и корзинок подсолнечника, вызывают плесневение семян культурных растений как при их хранении, так и при высеве в грунт. *R. nigricans* развивается на коробочках и волокне хлопчатника. Таким образом, мукоровые грибы часто становятся причиной значительных потерь урожая различных сельскохозяйственных культур, особенно при хранении. Среди мукоровых грибов, патогенных для человека и животных, наиболее опасными являются два вида: *Mucor pusillus*, поражающий центральную нервную систему и органы слуха у людей, и *Absidia corymbifera*, вызывающая заболевания бронхов и лёгких у человека и животных (рис. 46).

Наиболее крупные спорангиеносцы и спорангии у видов рода фикомицес — *Phycomyces*. Темные сине-зеленые, отливающие характерным металлическим блеском спорангиеносцы и этих грибов достигают 30 см высоты и характеризуются положительным фототропизмом, а крупные, сначала ярко-желтые, а в зре-

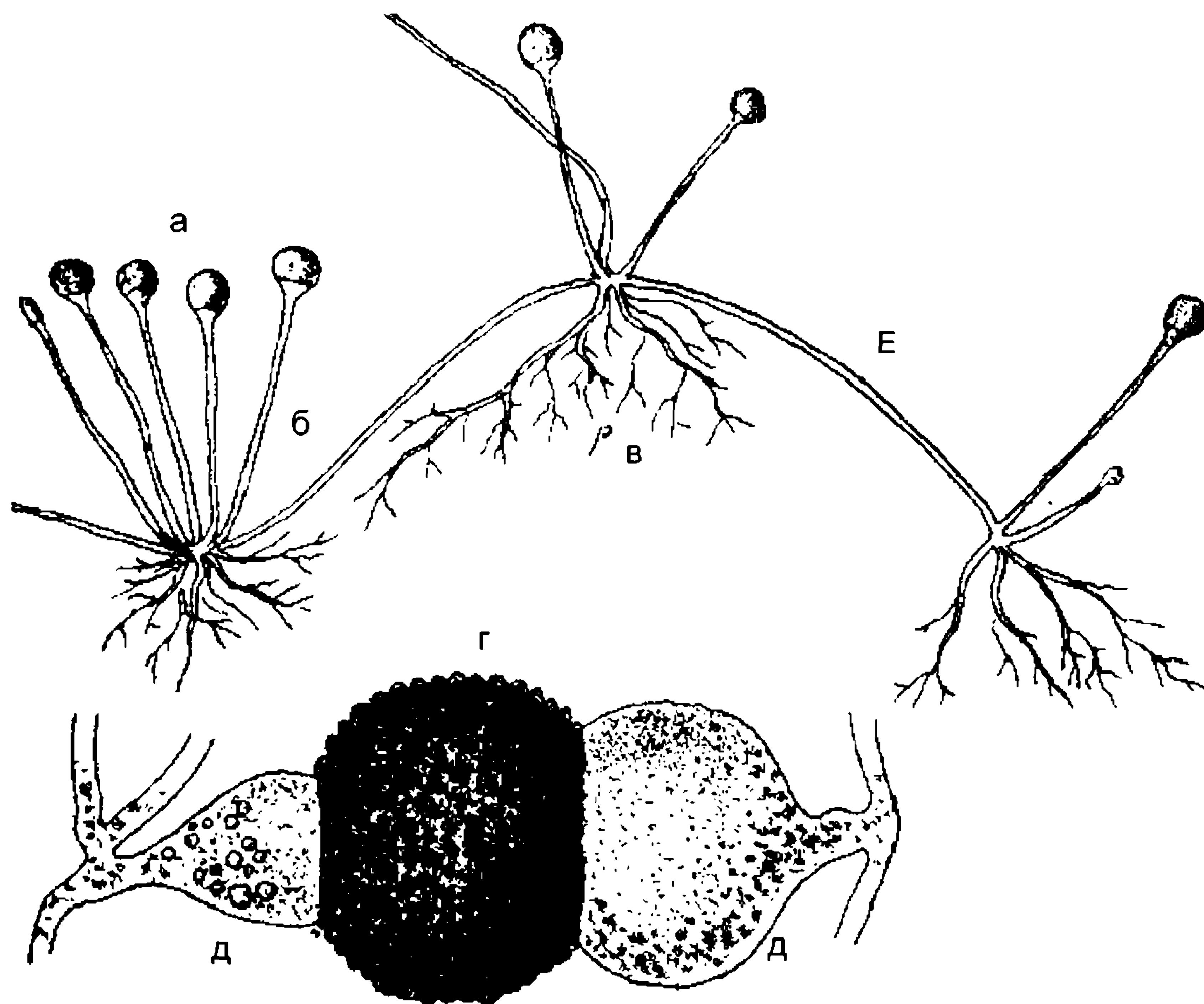


Рисунок 45. *Rhizopus stolonifer:* а — спорангий, б -спорангиеносец, в — ризоиды, г — зигоспора, д — подвески суспензоры, е — столон.

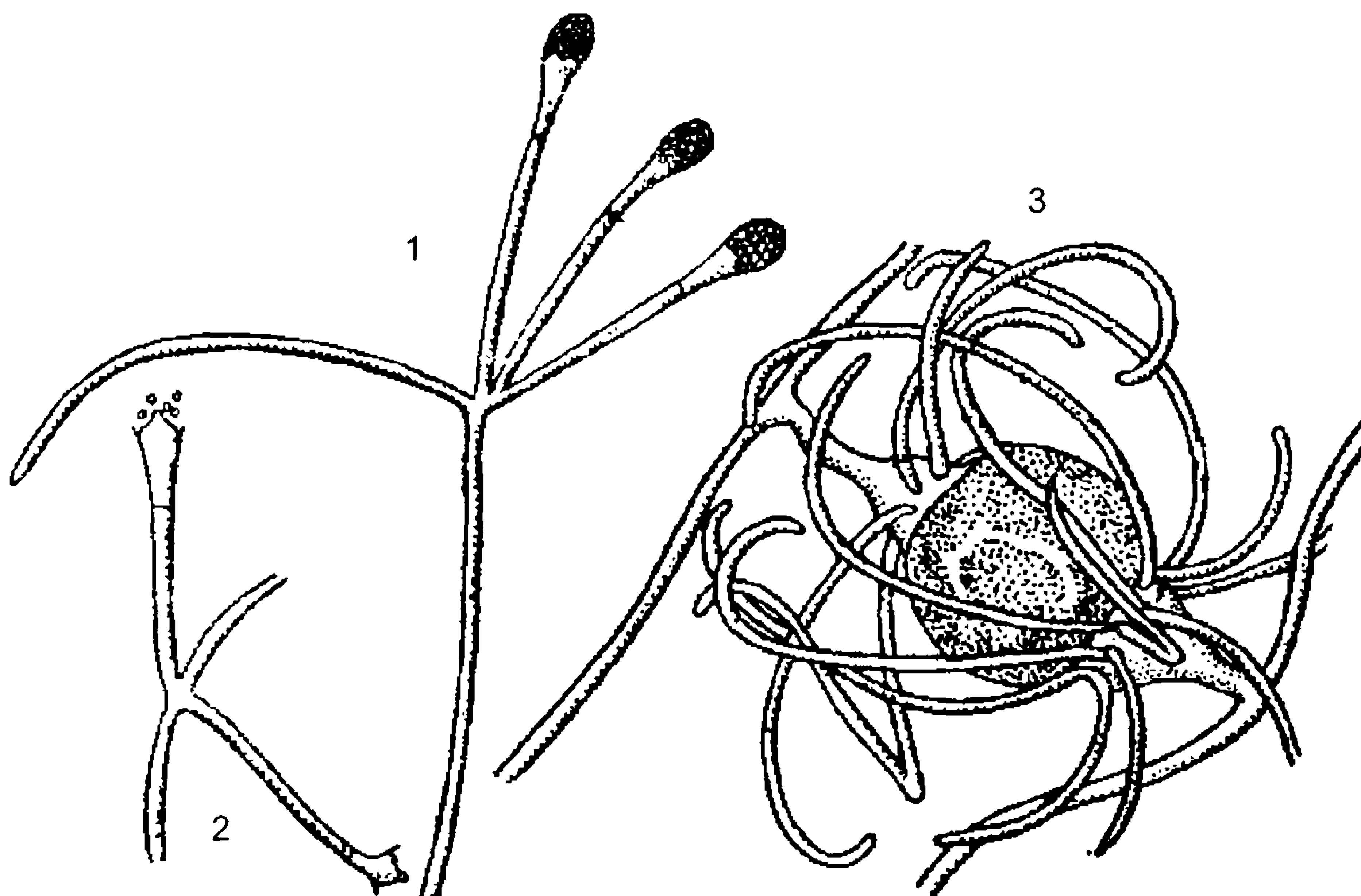
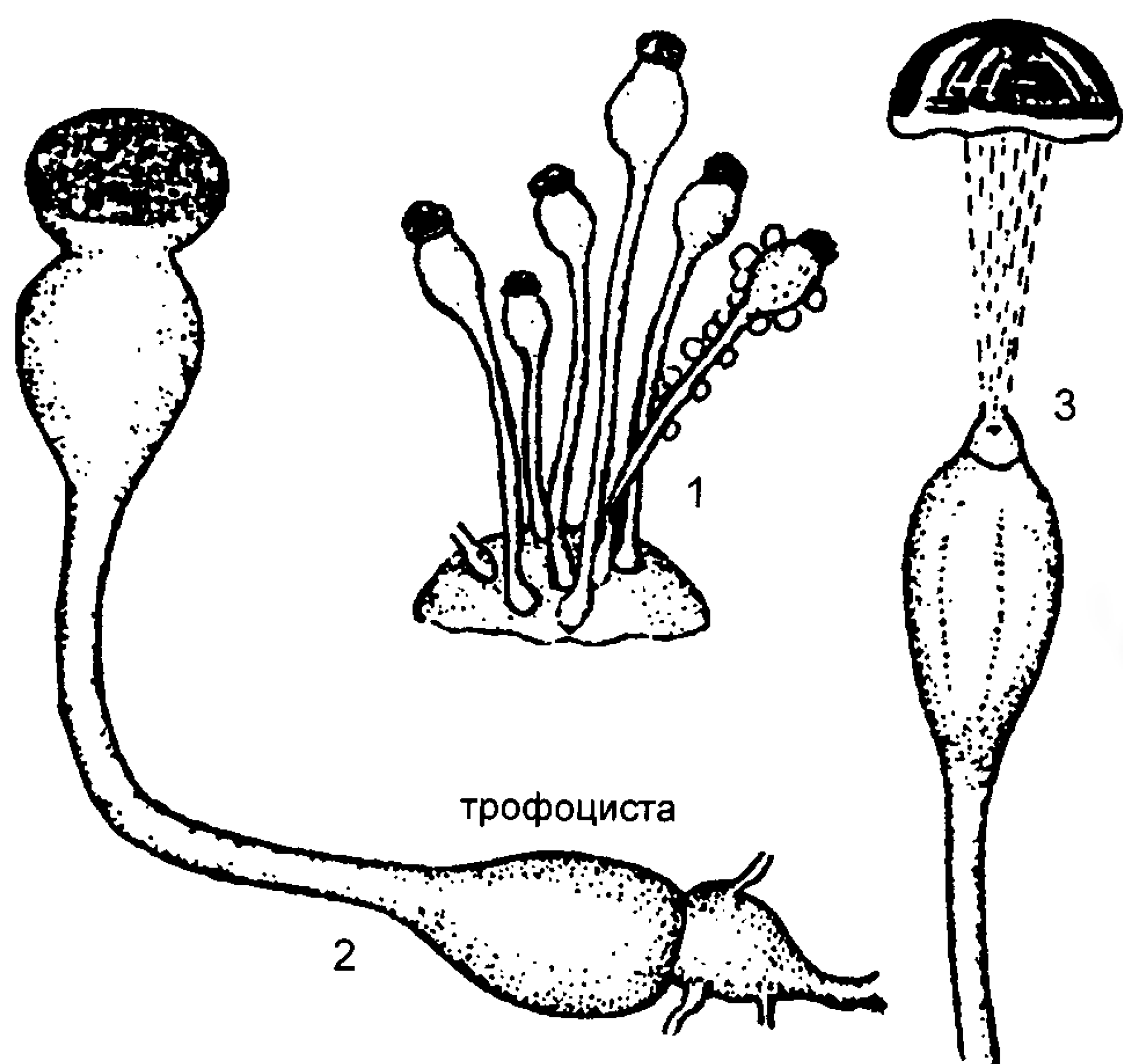


Рисунок 46. *Absidia*: 1 — столон с пучком спорангиеносцев со спорангиями; 2 — расплывшийся спорангий; 3 — зигота с суспензорами и придатками.



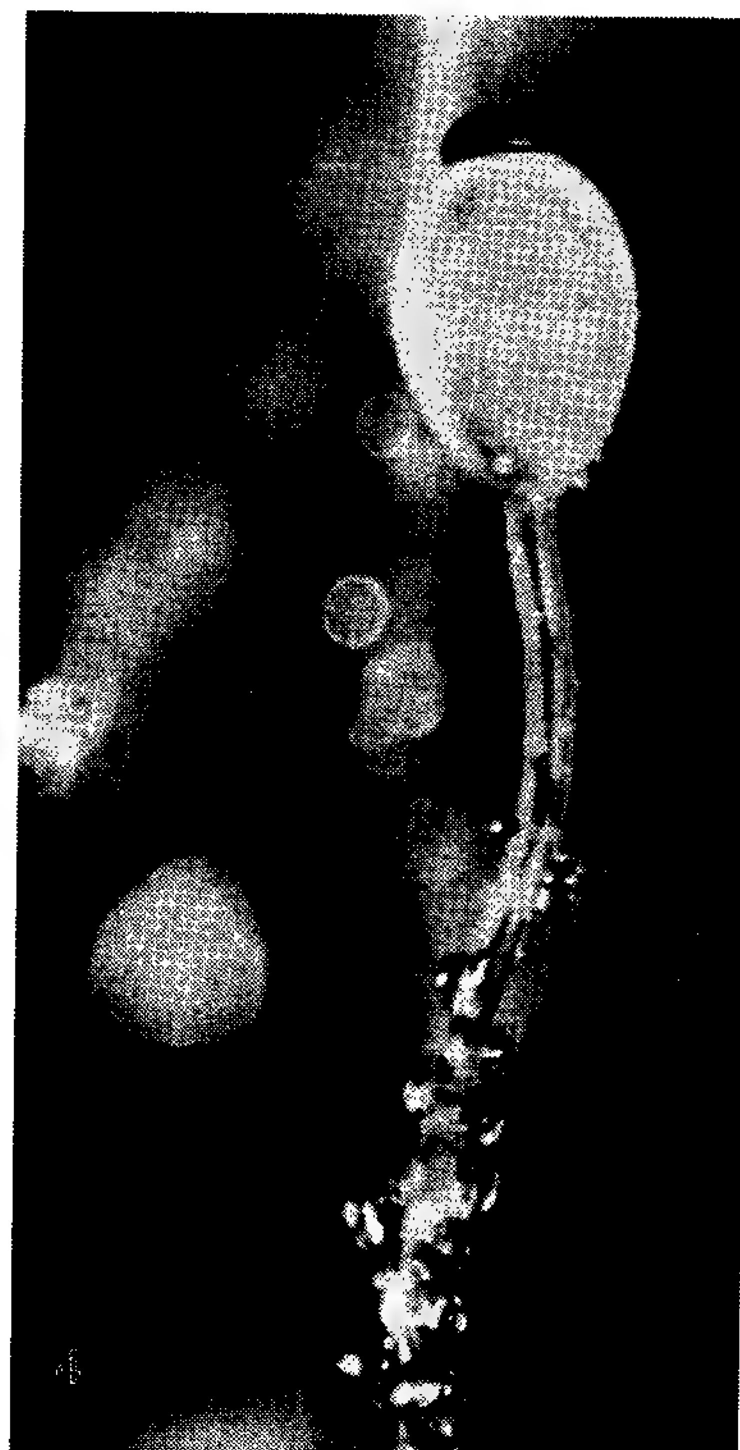


Рисунок 47. *Pilobolus*: 1 — общий вид, 2 — зрелый спорангий, 3 — отбрасывание спорангия, 4 — зрелый спорангий (фото).

лости черные спорангии содержат до 70 тыс спор. *Phycomyces blakesleeanus* и другие виды рода широко используются для биохимических, генетических и биофизических исследований (рис. 43).

Своеобразно устроен спорангиеносец копрофильного рода пилоболус (*Pilobolus*), который легко увидеть невооружённым глазом на навозе травоядных (рис. 47). Он растет вверх от находящейся в субстрате вздутой желтоватой клетки — трофоцисты. Спорангиеносец на вершине расширяется в блестящий пузырь, на котором располагается чёрный шаровидный немного приплюснутый спорангий. За счет тургорного давления, развивающегося в пузыре и достигающего 5,5 атмосфер, спорангий отбрасывается целиком на расстояние до двух метров. В основании пузыря имеется цитоплазматическое кольцо и отложение каротина. В этом пузыре ко времени созревания спорангия развивается такое высокое тургорное давление, что на его поверхность выдавливаются блестящие капельки жидкости. При одностороннем освещении пузыря световые лучи преломляются в нем и на цитоплазматическом кольце с противоположной от источника света стороне образуют световое пятно В этом месте накапливаются ростовые вещества и начинается интенсивный рост, приводящий к положительному фототропическому изгибу спорангиеносца. В это время набухает слизистое кольцо, расположенное непосредственно под спорангием. Пузырь спорангиеносца лопается на вершине, спорангий отрывается и силой отбрасывается в сторону источника света. Особенно резкие фототропические изгибы наблюдаются при действии лучей сине-фиолетовой части спектра. Спорангий, падая, переворачивается таким образом, что его нижняя уплощенная часть, несущая остатки жидкости, обращена книзу. Спорангий плотно прилипает к траве и вместе с ней попадает в пищеварительный тракт животного. Под действием пище-

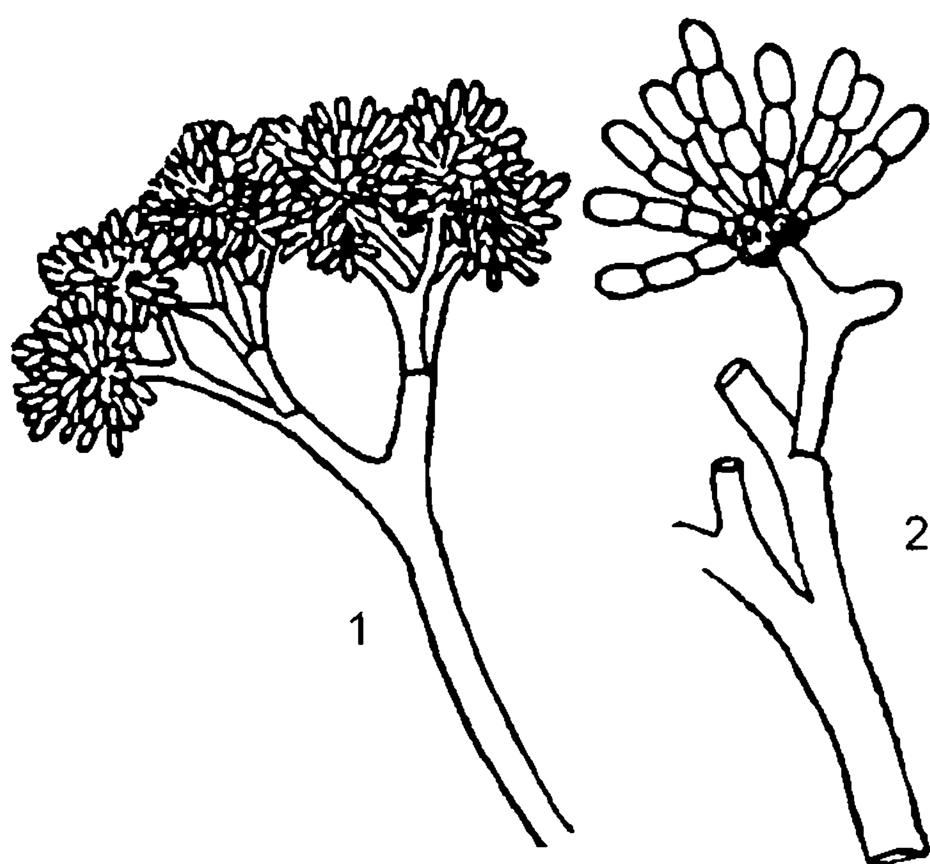


Рисунок 48. *Piptocephalis*: 1 — спорангиеносец со спорангиолями, 2 — деталь строения одной ветви.

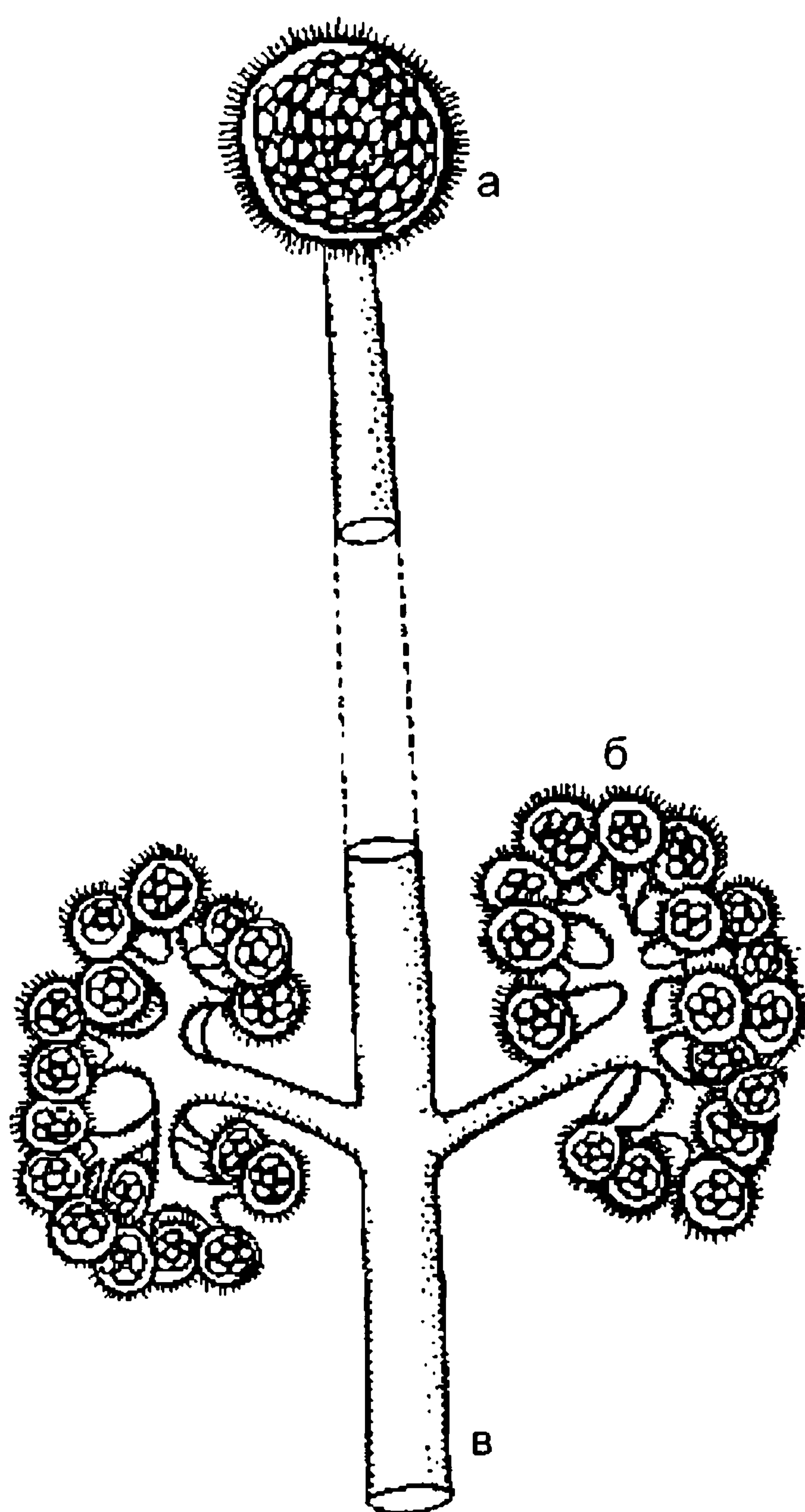


Рисунок 49. *Thamnidium*: а — спорангий, б — спорангиоли, в — спорангиеносец.

варительных ферментов кутинизированная оболочка спорангия разрушается, споры освобождаются и, оказавшись на навозе травоядных, прорастают в мицелий. Необходимость попадания на траву с последующим попаданием на специфический субстрат объясняет экологический смысл фототропических изгибов спорангиеносца у пилоболус, как и у большинства других копротрофных грибов.

У части мукоровых наблюдается переход от спорангиоспор к конидиям через малоспоровые и односпоровые спорангии, называемые **спорангиолями**. В качестве примера такого перехода можно привести род тамнидиум — *Thamnidium*. Виды этого рода копротрофы и часто встречаются на конском навозе. У них на конце очень длинного спорангиеносца расположен крупный многоспоровый спорангий с колонкой. На концах боковых ответвлений этого же спорангиеносца сидят многочисленные мелкие спорангиоли, не имеющие колонки и содержащие мало спор от 4 до 10 (рис. 49). У видов рода хетокладиум — *Chaetocladium*, паразитирующих на других мукоровых грибах, формируются только односпоровые спорангиоли, которые можно сравнить с конидиями. От настоящих экзогенно формирующихся конидий они отличаются двойной оболочкой- один слой собственно споры, второй — сохранившаяся оболочка спорангия (рис. 50, *1*). Интересен механизм паразитизма видов хетокладиум . Уже на некотором расстоянии от мицелия паразита гифа хозяина начинает расти по направлению к ней и сильно ветвится, особенно если мицелий хозяина принадлежит к противоположному полу. После соприкосновения кончика гифы паразита с гифой хозяина этот кончик отделяется перегородкой, а перегородка между гифой хозяина и отделившейся клеткой паразита исчезает. При этом содержимое гифы хозяина (цитоплазма, ядра и т.д.) переходит в разрастающуюся клетку паразита и формируется так называемая насасывающая клетка (рис. 50, *2*) Спорангиоли

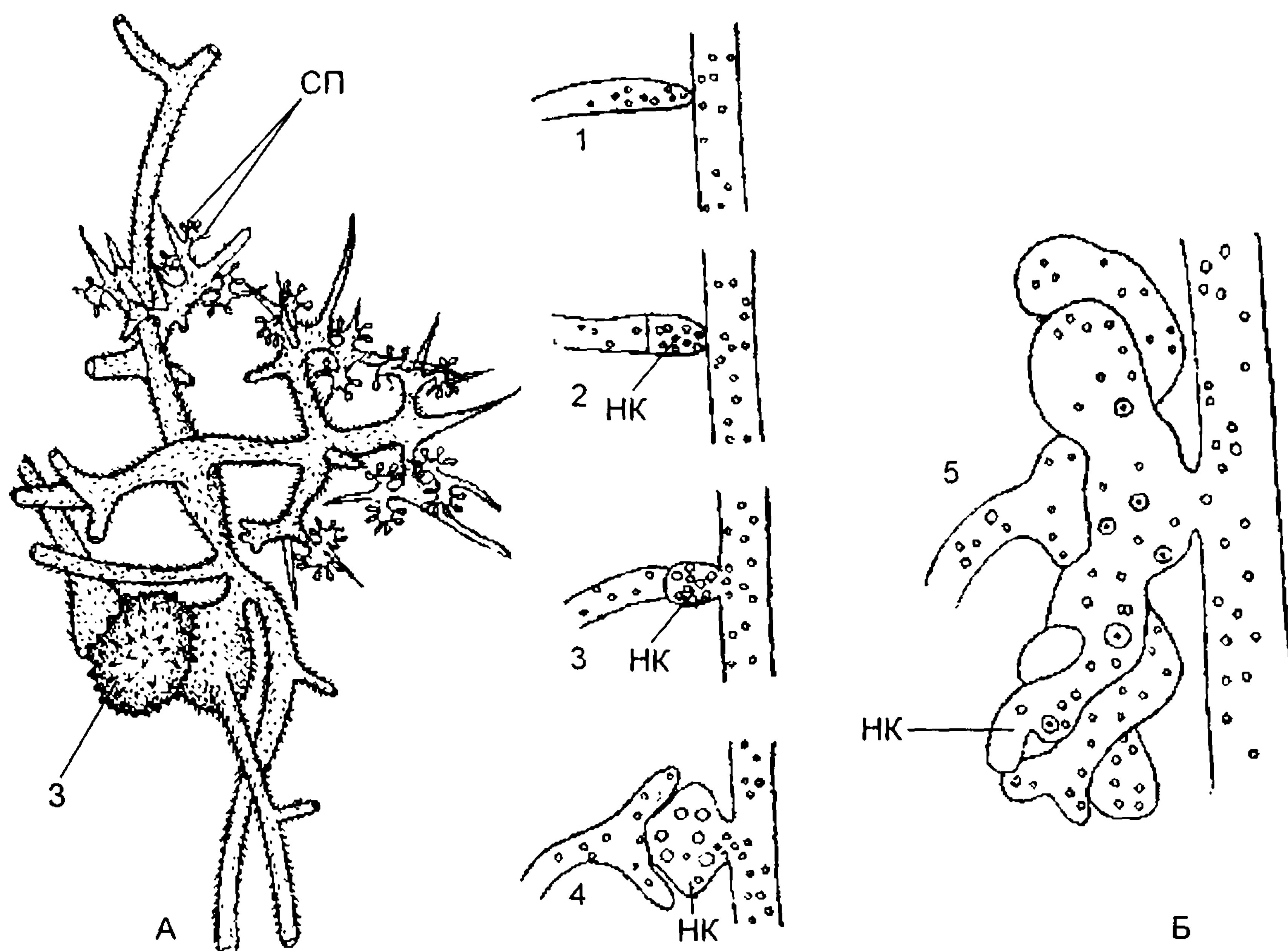


Рисунок 50. *Chaetocladium*: А — спорангиеносец с зиготой (3) и спорангиолями (СП), Б (1–5) — стадии формирования насасывающего клетки НК.

могут приобретать вытянутую форму, например, виды рода пиптоцефалис– *Piptocephalis* (рис. 48). В этом случае они имеют наибольшее морфологическое сходство с цепочками конидий на конидиеносце.

Половой процесс в порядке мукоровых более однообразен. Он соответствует описанному выше для отдела зигомикота. Некоторые морфологические особенности отличают зиготы отдельных родов. Так, у видов родов фикомицес — *Phycomyces* и *Absidia* от суспезоров (подвесков) или зигофоров, отделяющих сливающиеся клетки-гаметангии от остального мицелия, отходят выросты- придатки, окружающие зиготу (рис. 43, 46). У видов рода мортиерелла — *Mortierella* зиготы окружены рыхлым сплетением таких придатков, которые часто переплетаются с ответвлениями вегетативных гиф, образуя как бы рыхлую обертку вокруг зиготы. В результате образуется как бы зачаточное плодовое тело — зигокарп (рис. 51).

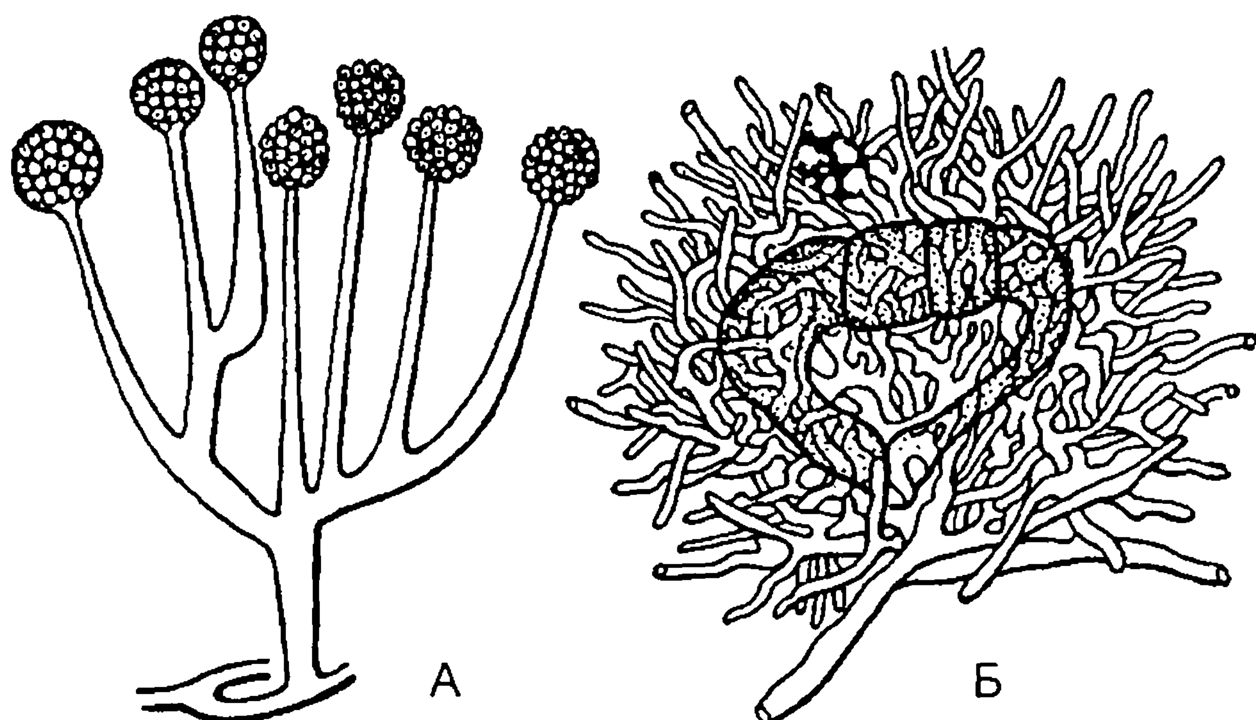


Рисунок 51. *Mortierella*: А — спорангиеносец с многоспоровыми спорангиями, Б — зигота с окружающими ее гифами (зачаточное "плодовое тело").

Порядок эндогоновые (*Endogonales*)

У грибов порядка эндогоновых зиготы и мно-

госпоровые спорангии без колонки формируются внутри плотной обертки из гиф, в результате чего образуются плодовые тела, **спорокарпы**. Они имеют вид плотных желтоватых клубеньков от нескольких мм до 2–3 см в диаметре (рис. 52). Обычно спорокарпы развиваются в почве. Эндогоновые — почвенные грибы или сапротрофы на растительных остатках. Наиболее распространенный вид, обитающий на мертвой древесине на мелких валежных веточках, *Endogone lactiflua*, с желтоватыми спорокарпами 1–2 см в диаметре. Если разрезать незрелый спорокарп этого гриба, то на разрезе выступает бледно-розоватая жидкость ("млечный сок"). Половой процесс у этого вида гаметангиогамия. Две соседние гифы, из которых одна более тонкая, отделяют конечные клетки, в которых остается по одному ядру. Ядро из меньшей клетки переходит в большую, а затем оба ядра вместе с цитоплазмой переходят в вырост, образующийся из большей, предположительно женской, клетки. Из выроста развивается зигота, одевающаяся несколькими оболочками (рис. 52). После периода покоя, в течение которого зигота сохраняет двуядерность, она прорастает, чему предшествует слияние ядер и последующее редукционное деление диплоидного ядра. Здесь необходимо отметить значительный период двуядерности , столь характерный для грибов с клеточным мицелием отделов аскомикота и базидиомикота.

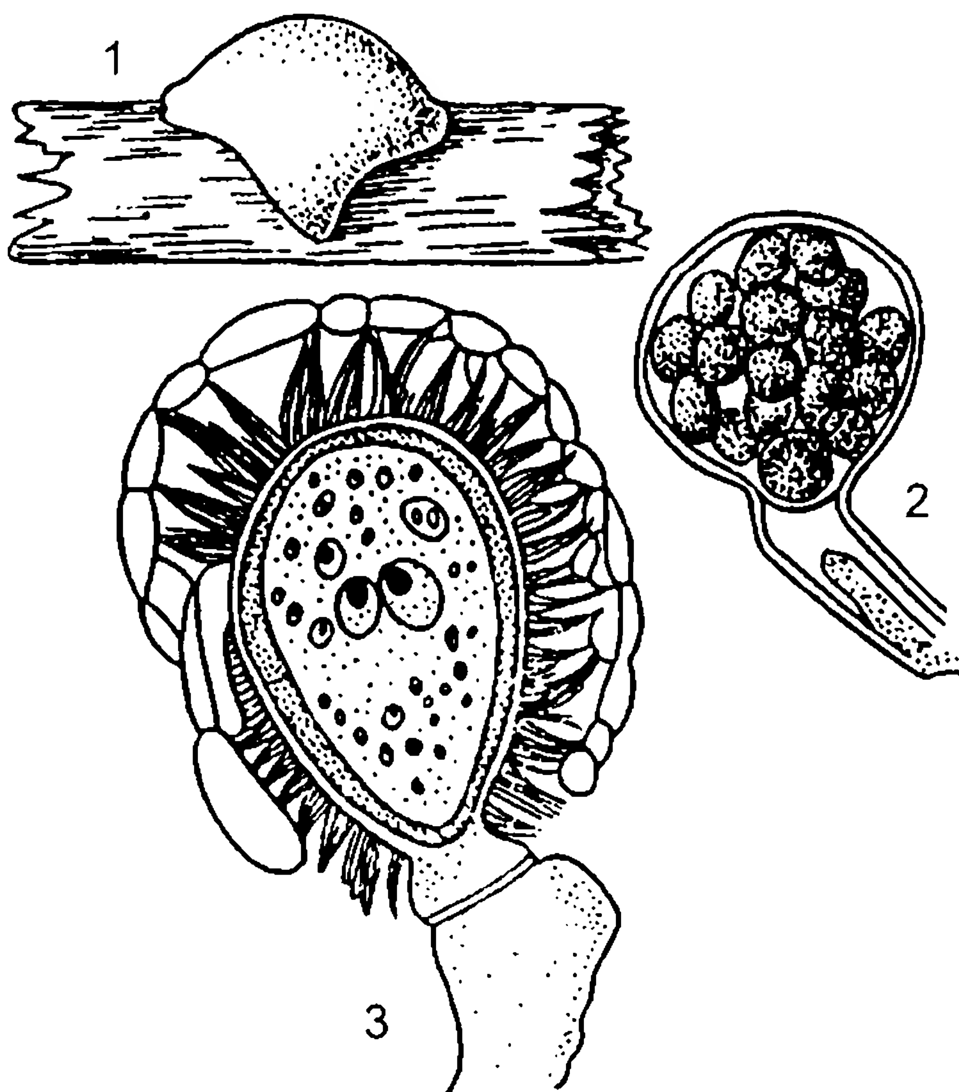


Рисунок 52. *Endogone*: 1 — спорокарп, 2 — спорангий со спорами, 3 — зигота (в разрезе).

Порядок гломовые (*Glomerales*)[1]

Микоризные грибы, облигатные симбиотрофы, образующие эндотрофную **арбускулярную** микоризу с травянистыми растениями. В основном это виды рода гломус *Glomus* (рис. 53–54). Грибам этой группы в последнее десятилетие уделяется значительное внимание исследователей и практиков, поскольку ее представители, называемые АМ-грибами, способствуют повышению урожая ряда сельскохозяйственных культур. Типичный половой процесс — зигогамия описан только у двух видов этого порядка.

При эндотрофных микоризах мицелий гриба распространяется главным образом внутри тканей корня в коровой паренхиме по межклетникам и внутриклеточно и относительно мало выходит наружу. При этом корневые волоски у

[1] Арбускулярные микоризные грибы в начале 21 века по комплексу морфологических и молекулярных признаков выделили в отдел Glomeromycota (Schuessler at al. 2001). В настоящее время ведутся интенсивные таксономические исследования этой группы.

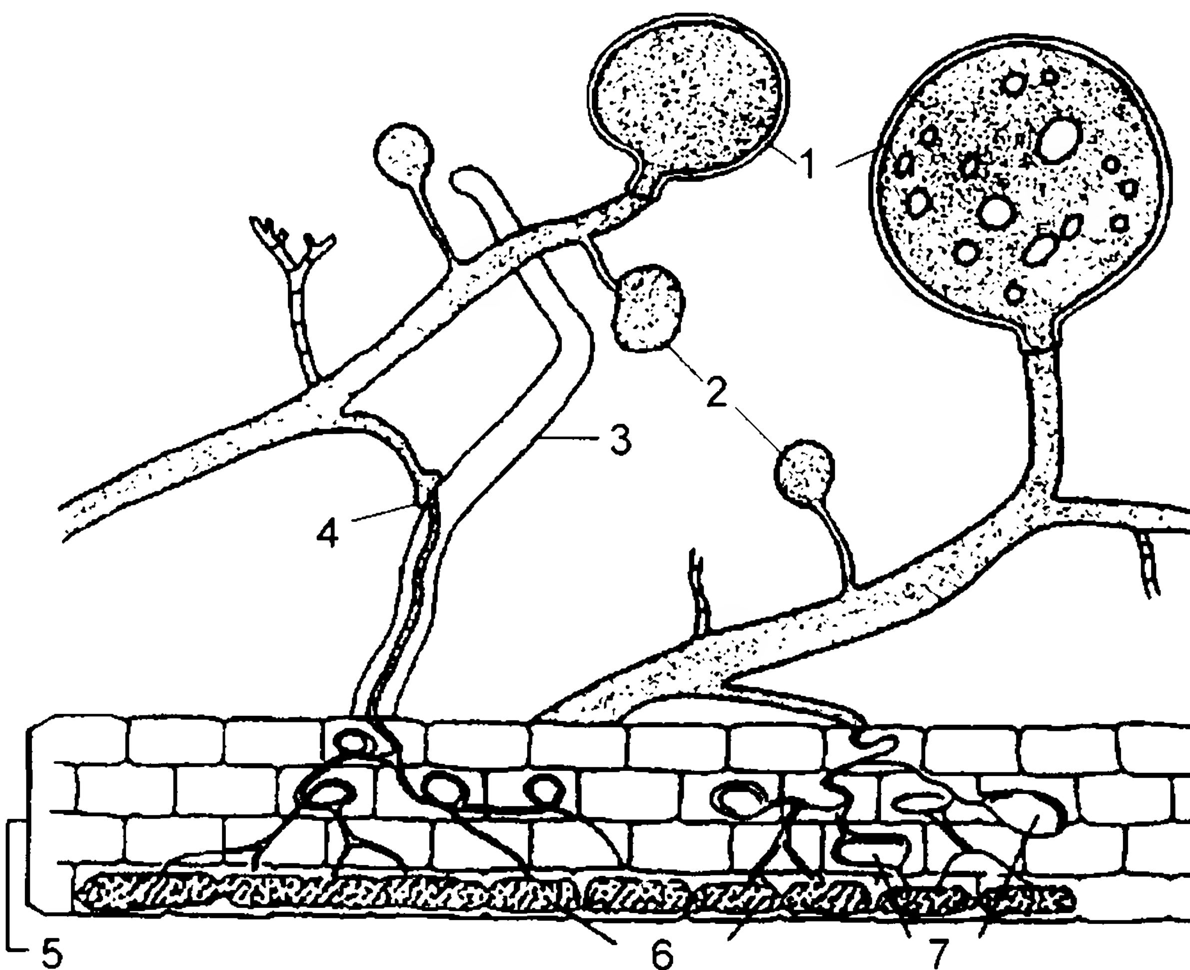
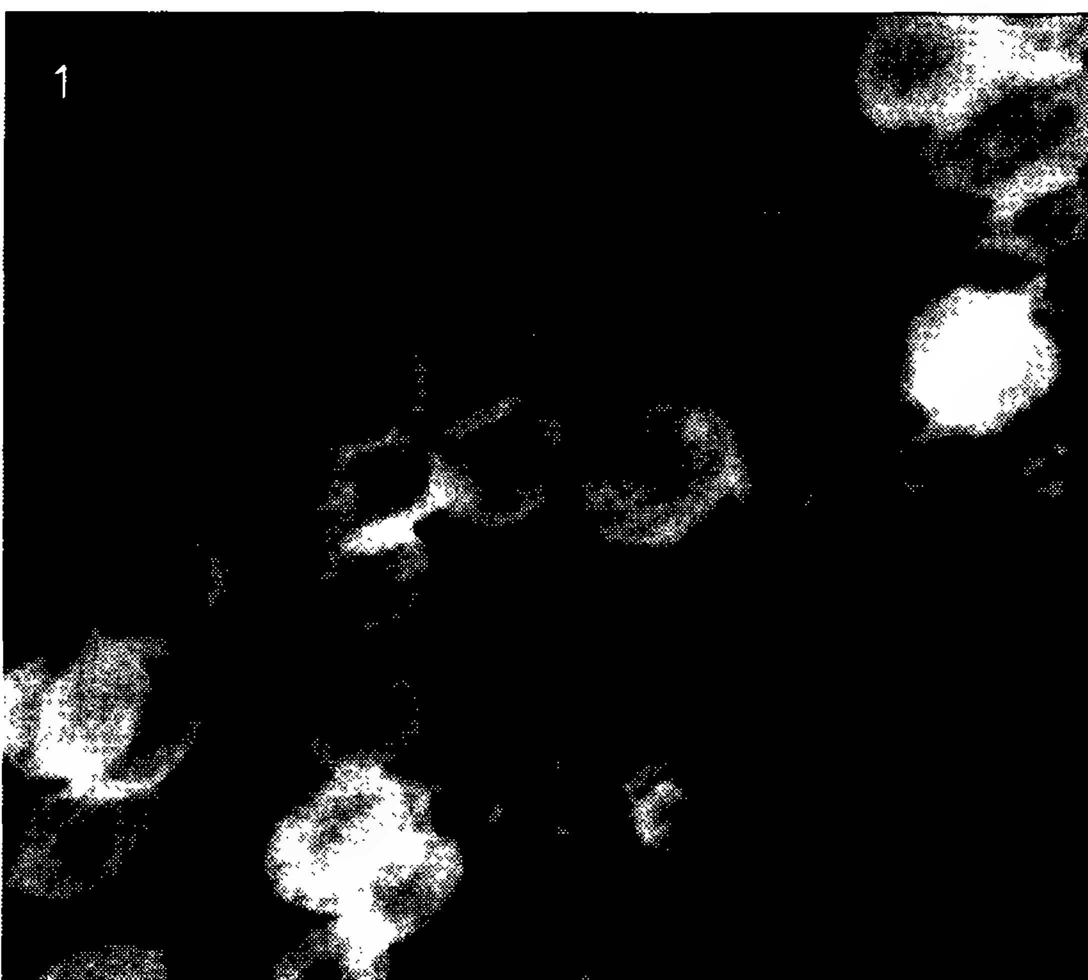


Рисунок 53. Развитие грибов рода *Glomus* в клетках корней растений: 1 — крупные споры; 2 — боковые пузырьки; 3 — корневой волосок; 4 — аппресорий; 5 — кортекс; 6 — арбускулы; 7 — пузырьки.

корня сохраняются. Типичная эндотрофная микориза характерна для многих травянистых растений. Подробнее о микоризах см. в разделе "Экология грибов".

Порядок энтомофторовые (*Entomophthorales*)

Виды порядка — в основном паразиты насекомых, откуда произошло его название. Немногие виды — паразиты шляпочных грибов, водорослей, заростков папоротников. Есть копрофилы. Мицелий в зрелом состоянии



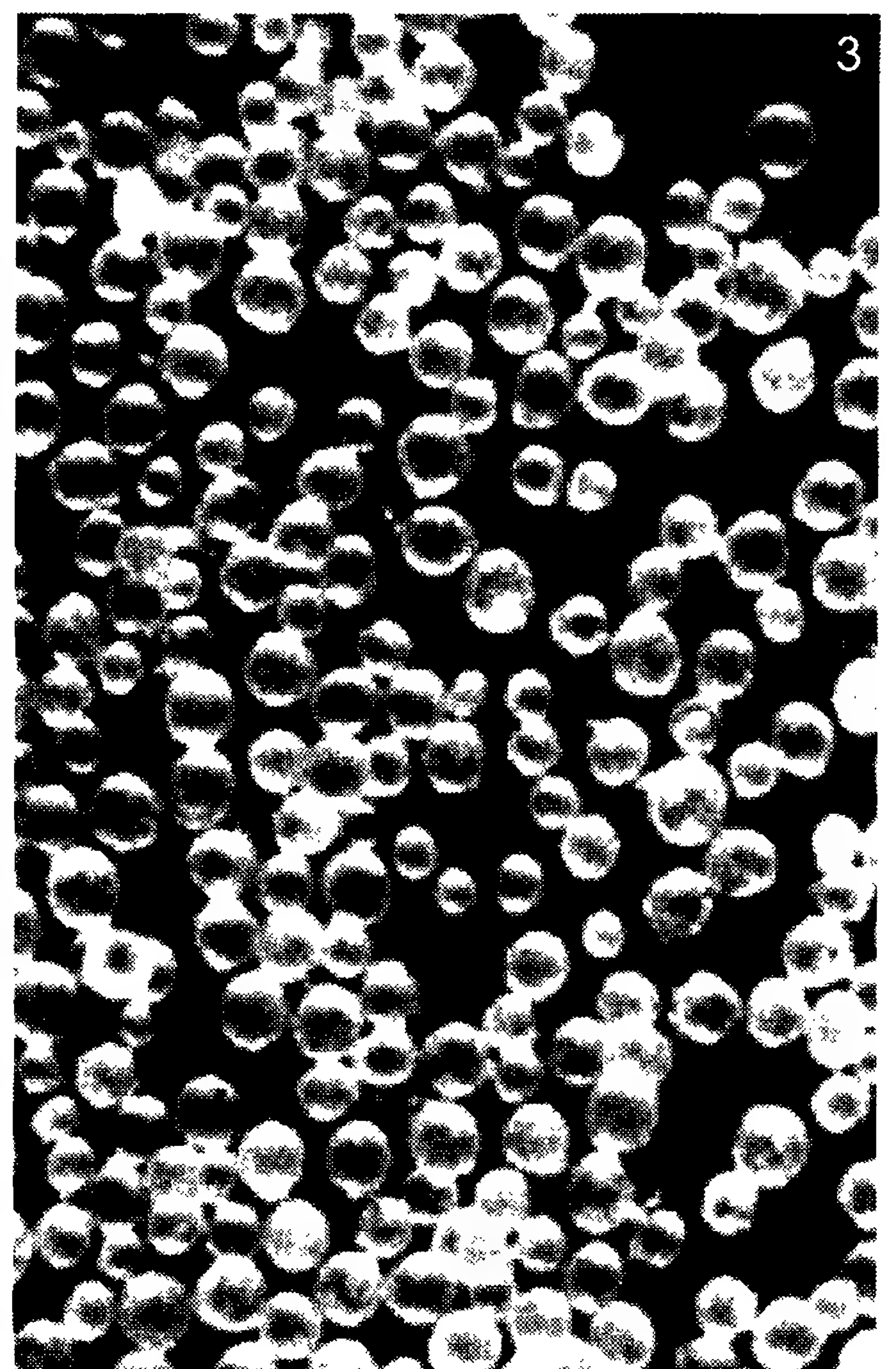




Рисунок 54. *Glomus*: 1 — споры на поверхности корня растения, 2 — аппрессории (а) и арбускулы (б) в корне, 3 — споры.

многоклеточный, а сами клетки многоядерные. Бесполое размножение осуществляется конидиями, которые часто активно отбрасываются от конидиеносца.

Порядок включает около 70 видов, относящихся к 6–7 родам. Наиболее распространён и хорошо изучен возбудитель "осенней болезни мух" — *Entomophthora muscae* (рис. 55). Его конидия, попадая на муху, прорастает в ростковую трубку, гифу, внедряющуюся в тело насекомого. В жировом теле мухи гифа разрастается и затем распадается на многоядерные клетки "гифенные тела", кото-

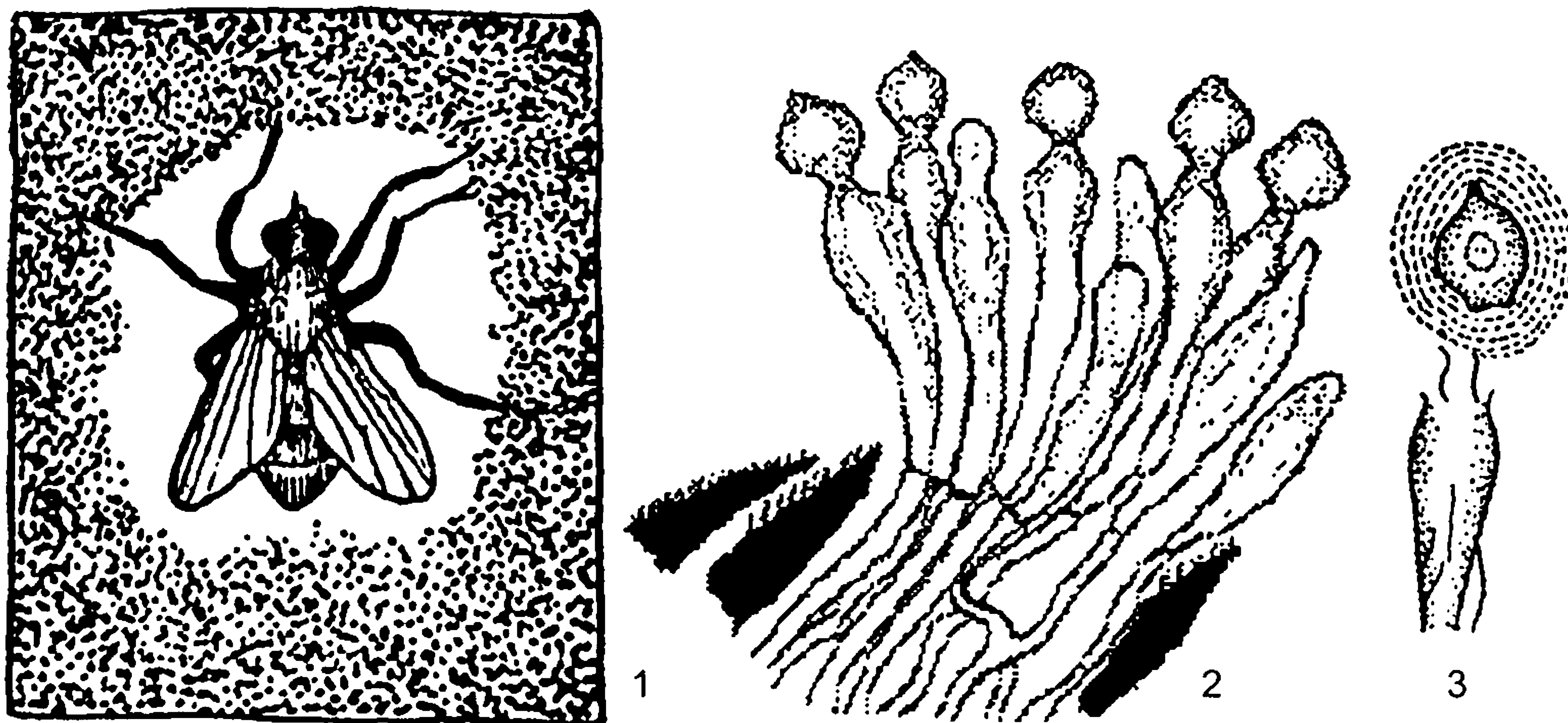


Рисунок 55. *Entomophthora muscae*: 1 — пораженная муха, окруженная порошком конидий, 2 — конидиеносцы с конидиями, 3 — "отстреливание" конидий.

рые разносятся по всему телу насекомого. Их количество увеличивается за счёт деления или почкования, и поражённая муха погибает через 2–3 дня после заражения. Из дыхательных отверстий её хитинового покрова высовываются неветвящиеся булавовидные конидиеносцы, несущие на конце шаровидную многоядерную конидию. При созревании она отбрасывается, как бы отстреливается на расстояние до 2 см. Многочисленные конидии образуют вокруг погибшей мухи мучнистый налёт. Такую картину часто можно наблюдать осенью на оконных стеклах. Конидии энтомофторы снаружи покрыты слизью и поэтому легко прилипают к телу мухи. Если конидия не попадает на насекомое, то она вновь прорастает в конидиеносец, и так может повторяться несколько раз, пока очередная созревшая конидия не попадет на нужный для развития гриба субстрат — на муху. Половой процесс у *E. muscae* не найден, но у других видов рода энтомофтора он известен и заключается в слиянии двух одноядерных клеток.

Энтомофторовые грибы проявляют довольно узкую специализацию к насекомым-хозяевам. Большинство — облигатные паразиты и их не удаётся выращивать в чистой культуре, что значительно сдерживает их применение как средство биологической борьбы с насекомыми-вредителями сельскохозяйственных растений и лесных пород. Однако инфекционный материал удаётся накопить заражая искусственно насекомых в лабораторных условиях. Затем их выпускают в природные очаги скопления вредителей (тлей, совок, саранчи и т.д.), вызывая искусственную эпизоотию, т. е. массовое заболевание и гибель.

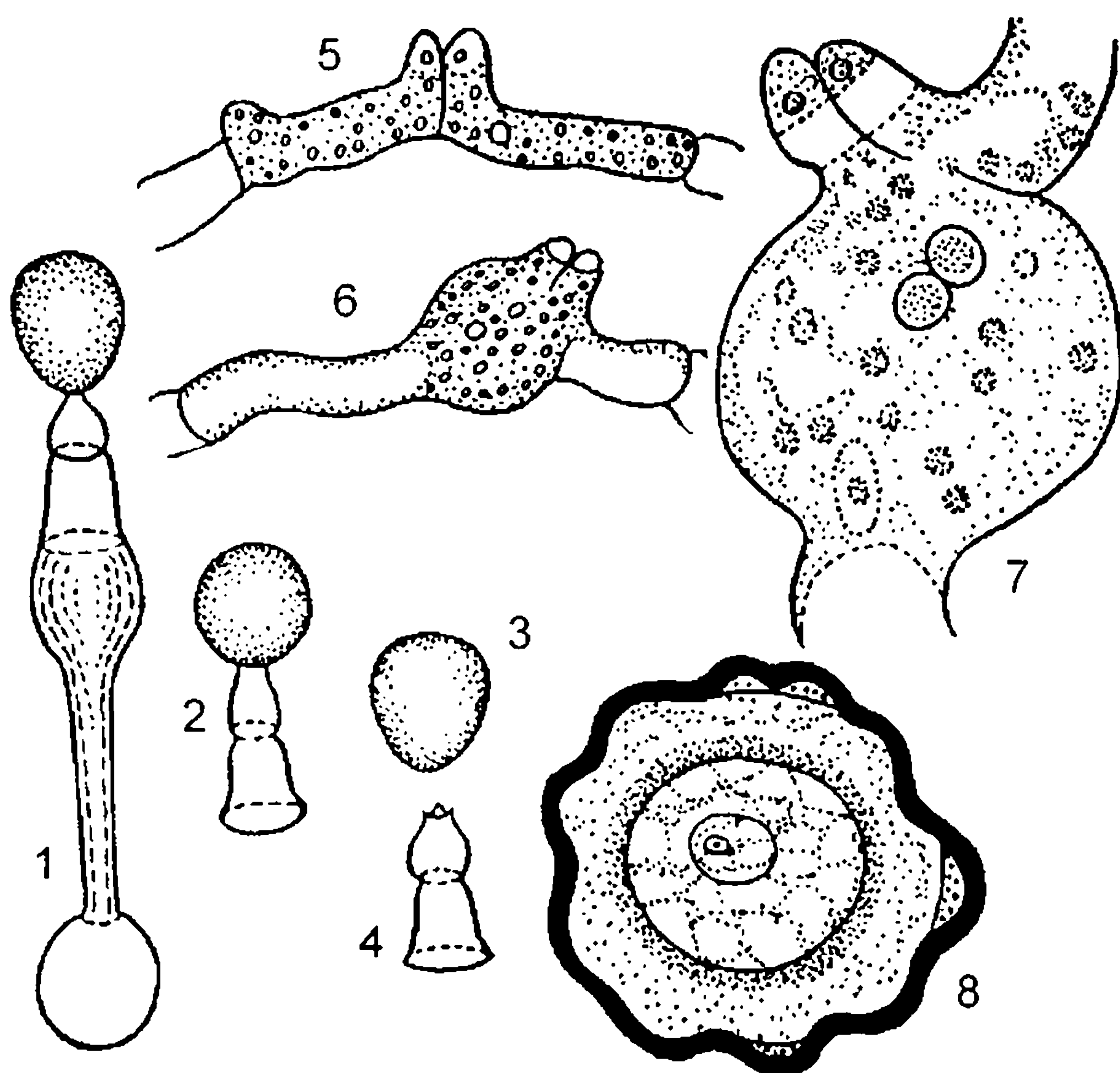


Рисунок 56. *Basidiobolus ranarum*: 1 — конидиеносец с конидией; 2 — верхушка конидиеносца, отделившаяся с конидией; 3 — конидия; 4 — верхушка конидиеносца; 5–8 — половой процесс и образование зиготы.

Один из интересных представителей этого порядка *Basidiobolus ranarum* развивается на экскрементах лягушек и ящериц. В отличие от других видов его многоклеточный мицелий состоит из строго одноядерных клеток. На мицелии развивается конидиальное спороношение с активным отбрасыванием крупных овальных конидий. Зиготы возникают в результате коньюгации двух соседних клеток одной и той же гифы (рис. 56).

Энтомофторовые грибы близки к мукоровым, но представляют собой их самостоятельную эволюционную ветвь, уклонившуюся по ряду признаков в связи с узкой специализацией — паразитизмом на насекомых.

Порядок зоопаговые (*Zoopagales*)

Узкоспециализированная группа почвенных грибов, обитающих в почве, навозе, листовом опаде и являющихся облигатными паразитами или, возможно, хищниками почвенных амёб, нематод, личинок насекомых. Включает всего около 10 видов из 3–4 родов. Мицелий очень тонкий, сначала неклеточный, но быстро становится многоклеточным. Поверхность гиф клейкая, что связано с улавливанием подвижных животных-хозяев: нематод, амёб и т.д. Таллом у всех видов редуцирован. Он состоит из коротких гиф, развивающихся в теле хозяина, и конидиеносцев, высовывающихся наружу. Конидии или одиночные, обычно образующиеся по бокам конидиеносца, или в цепочках, если формируются на его вершине. Конидии некоторых видов имеют отростки в виде закрученных нитей, что обеспечивает лучшее прикрепление к телу хозяина. Представители рода зоопаге *Zoopage*, у которых

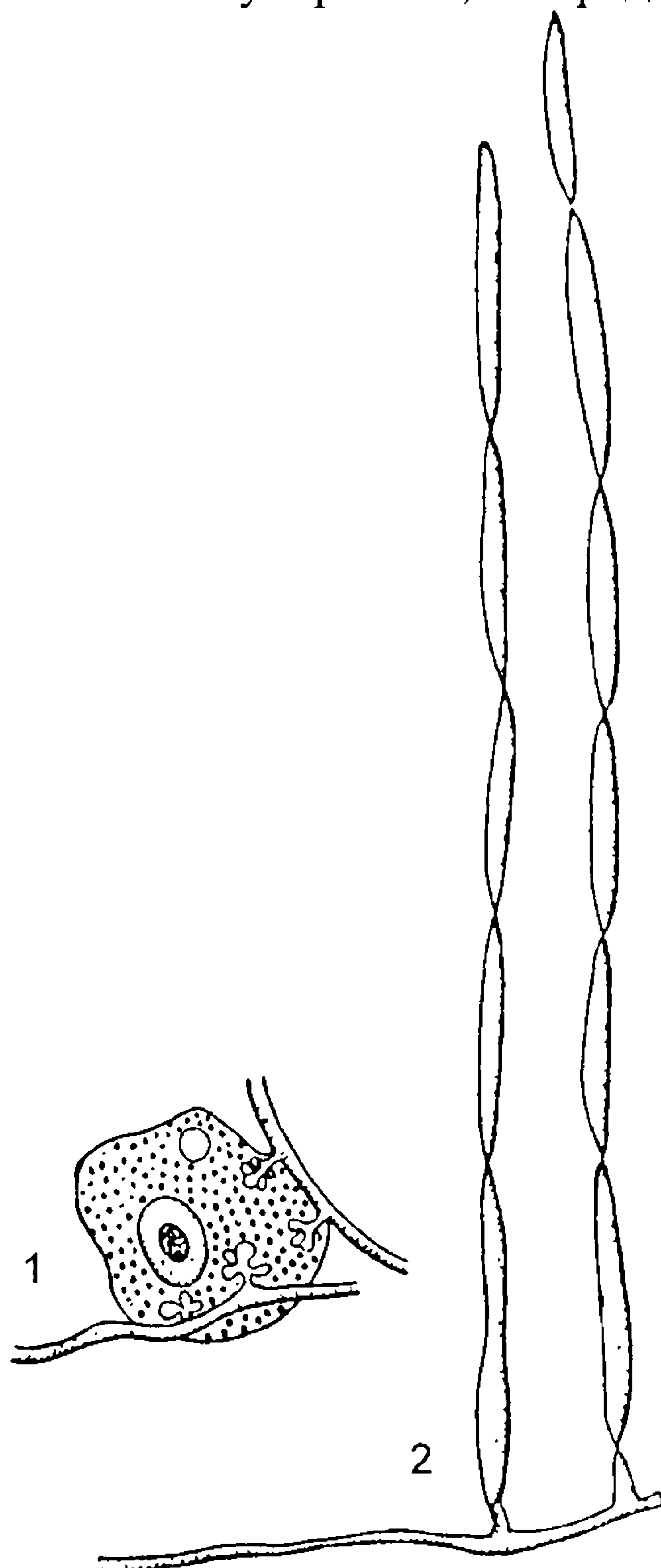


Рисунок 57. *Zoopage*: 1 — гриб с гаусториями в теле амебы, 2 — гифы с цепочками конидий.

конидии развиваются в цепочках (рис. 57) и рода эндокохлус *Endocochlus*, у которых конидии одиночные, развиваются на амёбах (рис. 58).

На основе изложенного обзора класса Зигомицеты можно предположить, что эта группа филогенетически связана с какими-то более примитивными, возможно, хитридиевыми грибами, утратившими подвижные стадии в связи с переходом к наземному образу жизни, что, в свою очередь, привело к морфологическим изменениям: развитию неклеточного мицелия, возникновению спорангиоспор и конидий, зигогамии.

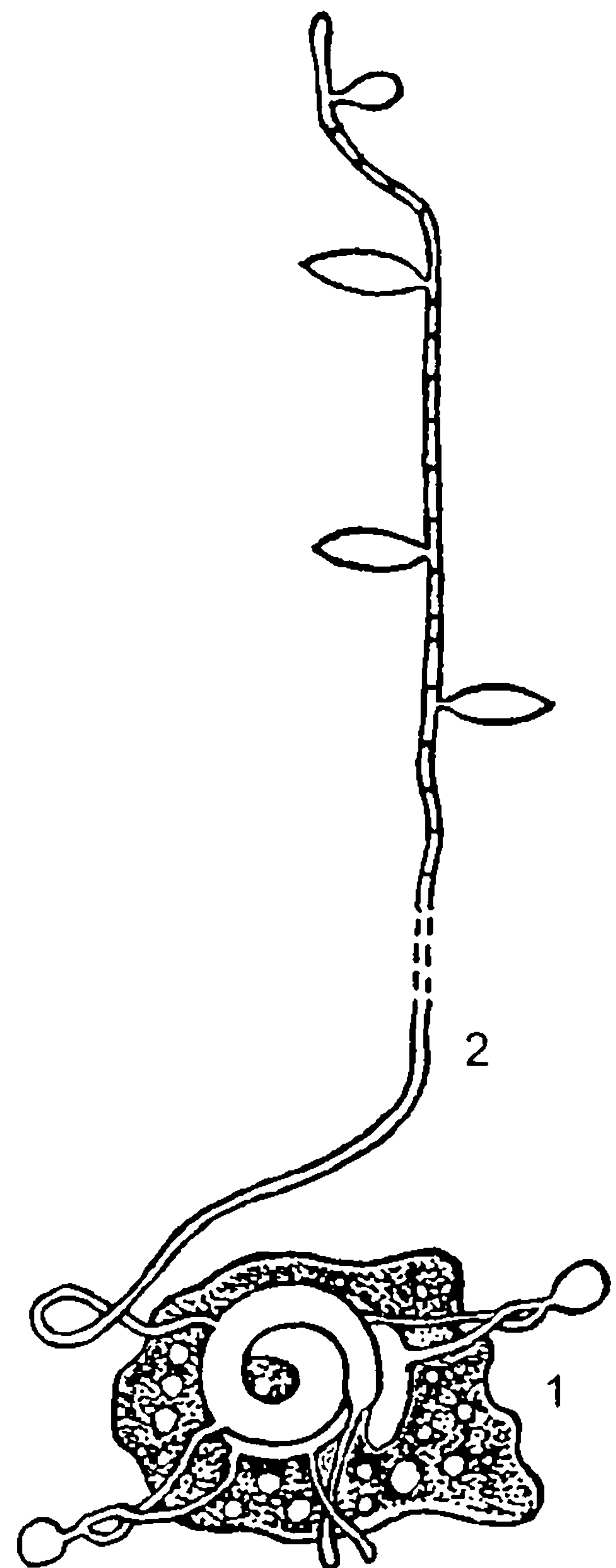


Рисунок 58. *Endocochlus:* 1 — таллом гриба с зигоспорами в теле амебы, 2 — конидиеносец с конидиями.

Класс трихомицеты (*Trichomycetes*)

Класс *Trichomycetes* объединяет организмы скорее по эколого-трофическому признаку, чем по морфологии и циклам развития. Все они— обитатели кишечника или хитиновых покровов членистоногих, в основном насекомых. Эндосимбионты или сапротрофы. Вегетативное тело — многоядерный несептированный ветвящийся мицелий, реже септированный с перфорированными перегородками.

Включает четыре порядка.

Порядок харпелловые (*Harpellales*)

Только у представителей этого порядка известен типичный половой процесс, зигогамия, и типичные трихоспоры (конидии или односпоровые спорангиоли), несущие у места своего прикрепления к гифе 1 или 4 нитевидных тонко исчерченных придатка. Эти придатки сначала скручены, а при созревании и отделении трихоспоры они раскручиваются и, вероятно, служат для захвата соответствующего животного или прикрепления к нему (как, например, у *Harpella melusinae*, растущего на мошках) (рис. 59). В состав клеточных стенок входят хитин и хитозан (N-глюкозамин). У представителей других порядков половой процесс может быть сильно упрощён и представлен слиянием двух протопластов с ядрами, обособившихся в пределах одной нити, или могут сливаться два ядра, находящиеся в одной клетке.

Порядок аселлариевые (*Asellariales*)

Представители порядка при бесполом размножении образуют цепочки “артроспор”, развивающиеся из сегментов гиф. Химический состав клеточных стенок сходен с предыдущим порядком (рис. 60).

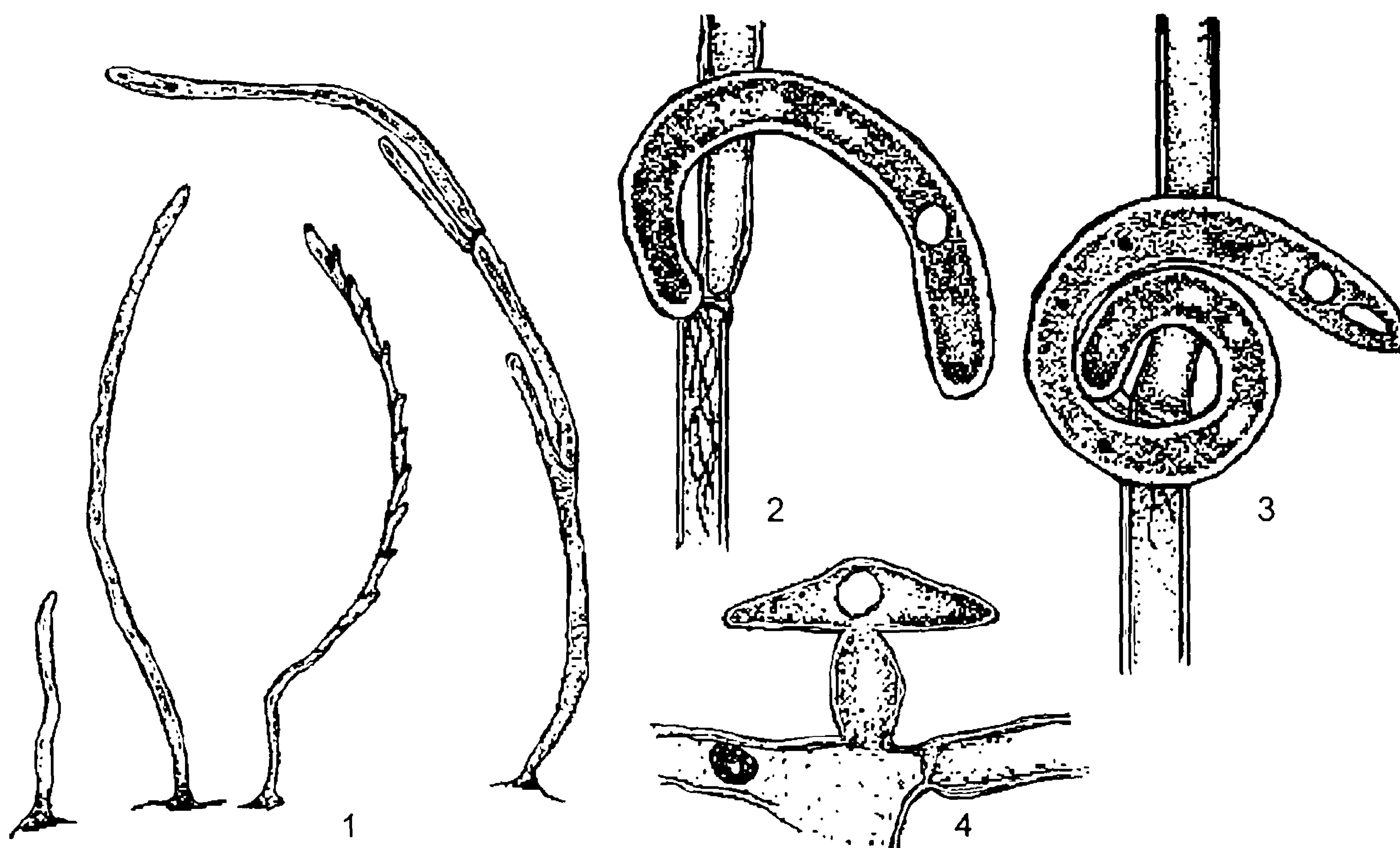


Рисунок 59. *Harpella melusinae*: 1 — таллом и конидиеносец с конидиями (трихоспорами), 2 — трихоспора с придатками. 3 — отделяющаяся трихоспора, 4 — зигота.

В последнее время порядки *Harpellales* и *Asellariales* часто помещают в класс *Zygomycetes* (Мюллер, Леффлер, 1995), и тогда в классе *Trichomycetes* остаются два порядка.

Порядок эккриновые (*Eccrinales*)

Виды порядка образуют небольшие одноосевые талломы, прикрепляющиеся к кишечнику или хитиновому покрову членистоногих подушкообразной присоской. Бесполое размножение — эндогенные спорангиоспоры в односпоровых или многоспоровых спорангиях. В клеточных стенках целлюлоза. Хитина нет.

Порядок амебидовые (*Amoebidales)*

Для бесполого размножения характерна амебоидная стадия, наряду со спорангиоспорами. Клеточные стенки состоят из галактозамина и галактана, что определяет изолированное положение амебидовых в системе грибов.

Обитают на водных насекомых и ракообразных. Эндогенная спорангиоспора, попав на тело хозяина, прорастает в неразветвленный таллом, который целиком превращается в спорангий со спорангиоспорами. Иногда в спорангии вместо спор формируются амёбы. Они выходят наружу, растут на хозяине, затем вырабатывают клеточную стенку и в них вновь образуются спорангиоспоры. В цикле развития присутствуют толстостенные покоящиеся споры.

Трихомицеты — относительно мало изученная группа. Этот класс часто рассматривают как формальный таксон, объединяющий организмы с неизвест-

ными филогенетическими связями. Хотя эта группа известна уже в течение почти 150 лет, её биология и тем более происхождение остаются неясными. Не ясен также и характер взаимоотношений трихомицетов с членистоногими, на которых они поселяются: то ли это паразитизм, то ли комменсализм. Существует предположение, что трихомицеты — не грибы, а водоросли, утратившие хлорофилл и приспособившиеся к жизни на водных членистоногих.

По разнообразию полового и особенно бесполого размножения, составу клеточной стенки можно предположить, что это сборная группа. Сходство в строении таллома может быть связано со сходным образом жизни на членистоногих.

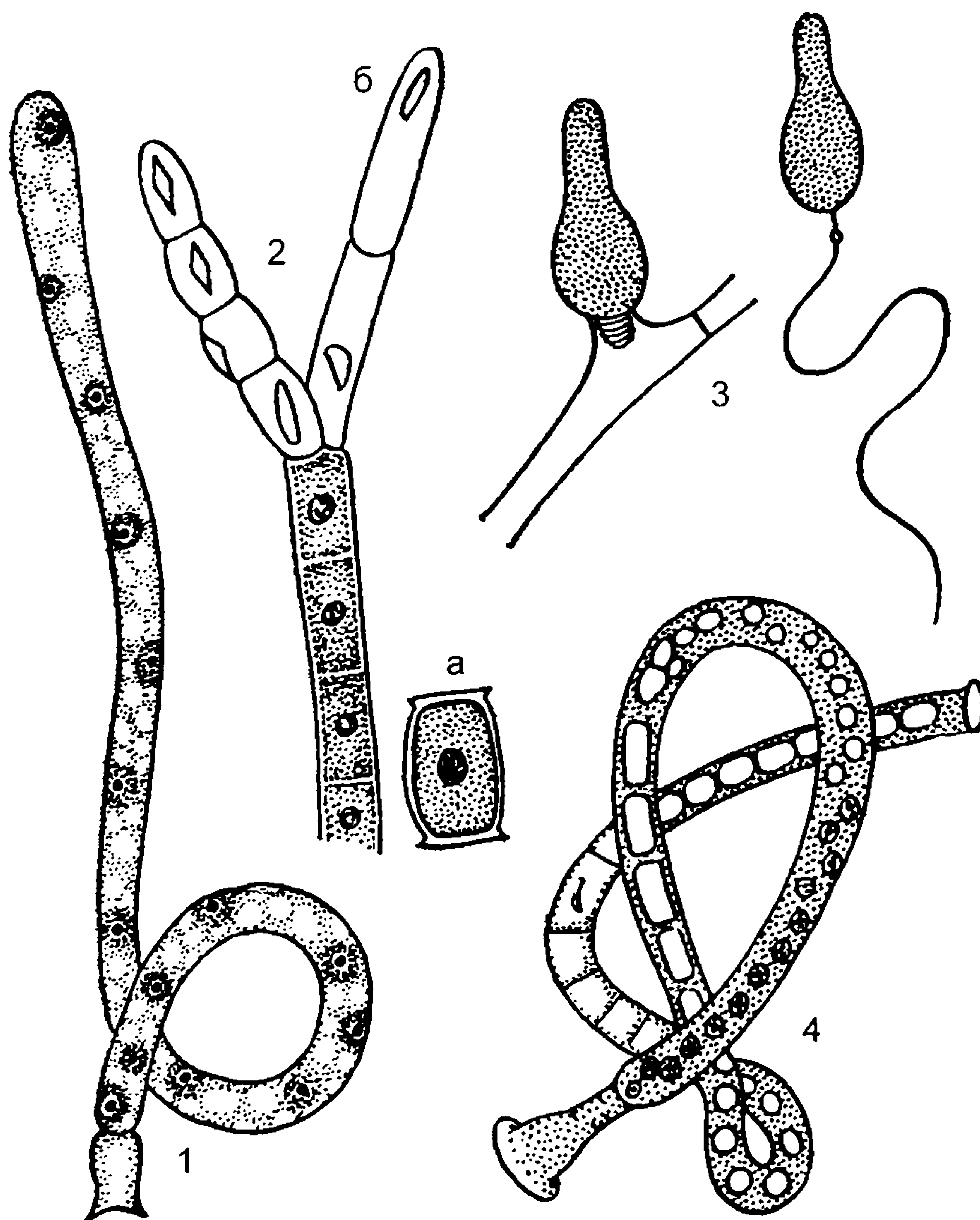


Рисунок 60. Трихомицеты. 1 — таллом (общий вид); 2 — *Acellaria*: а — спорангиоспора, б — верхушка таллома с пустыми спорангиями; 3 — *Spartiella* — конидии с придатками до и после отделения от конидиеносца; 4 — *Enterobryus elegans*, общий вид таллома.

Отдел Аскомикота, или сумчатые грибы — *Ascomycota*

Аскомикота — грибы с клеточным, или септированным мицелием, включающие около 30 000 видов, очень разнообразных по строению, размерам, образу жизни, объединяемых одним общим признаком: в результате полового процесса у них образуются эндогенные споры — аскоспоры, заключённые в одноклеточном вместилище — **сумке** или **аске** (шаровидной, булавовидной или цилиндрической формы).

Второй важный диагностический признак отдела аскомикота — присутствие ламеллярных двуслойных клеточных стенок с тонким электронноплотным наружным слоем и относительно толстым электроннопрозрачным внутренним слоем. У следующего отдела базидиомикота (*Basidiomycota*) они многослойные.

В состав клеточной стенки, как и у хитридиомицетов, входят полисахариды — хитин и β-глюкан. У части видов, объединяемых в класс *Hemiascomycetes* — маннан и β-глюкан.

Вегетативное тело — разветвлённый гаплоидный мицелий, состоящий из одно- или многоядерных клеток, разделённых перегородками, или септами. В

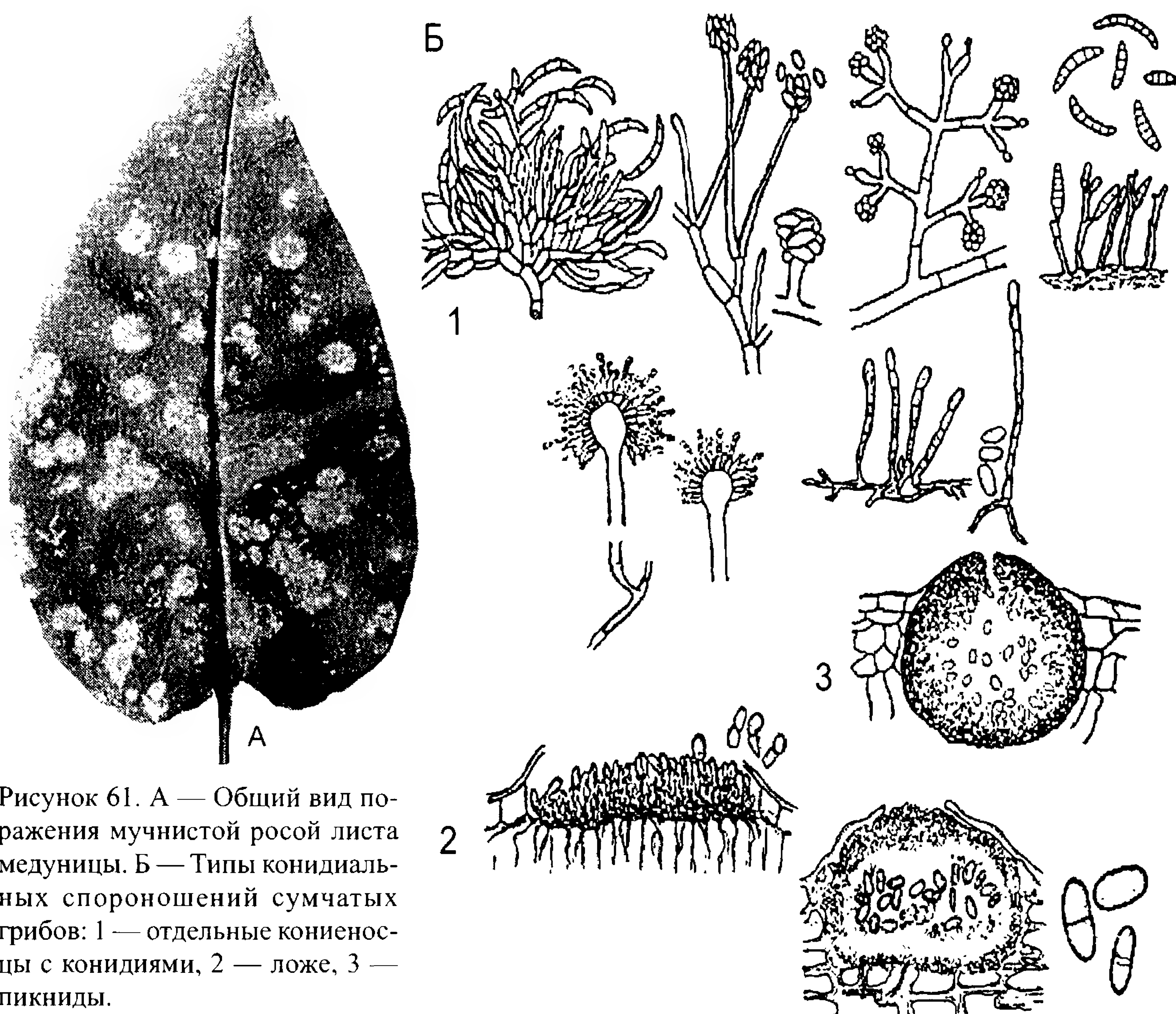


Рисунок 61. А — Общий вид поражения мучнистой росой листа медуницы. Б — Типы конидиальных спороношений сумчатых грибов: 1 — отдельные конидиеносцы с конидиями, 2 — ложе, 3 — пикниды.

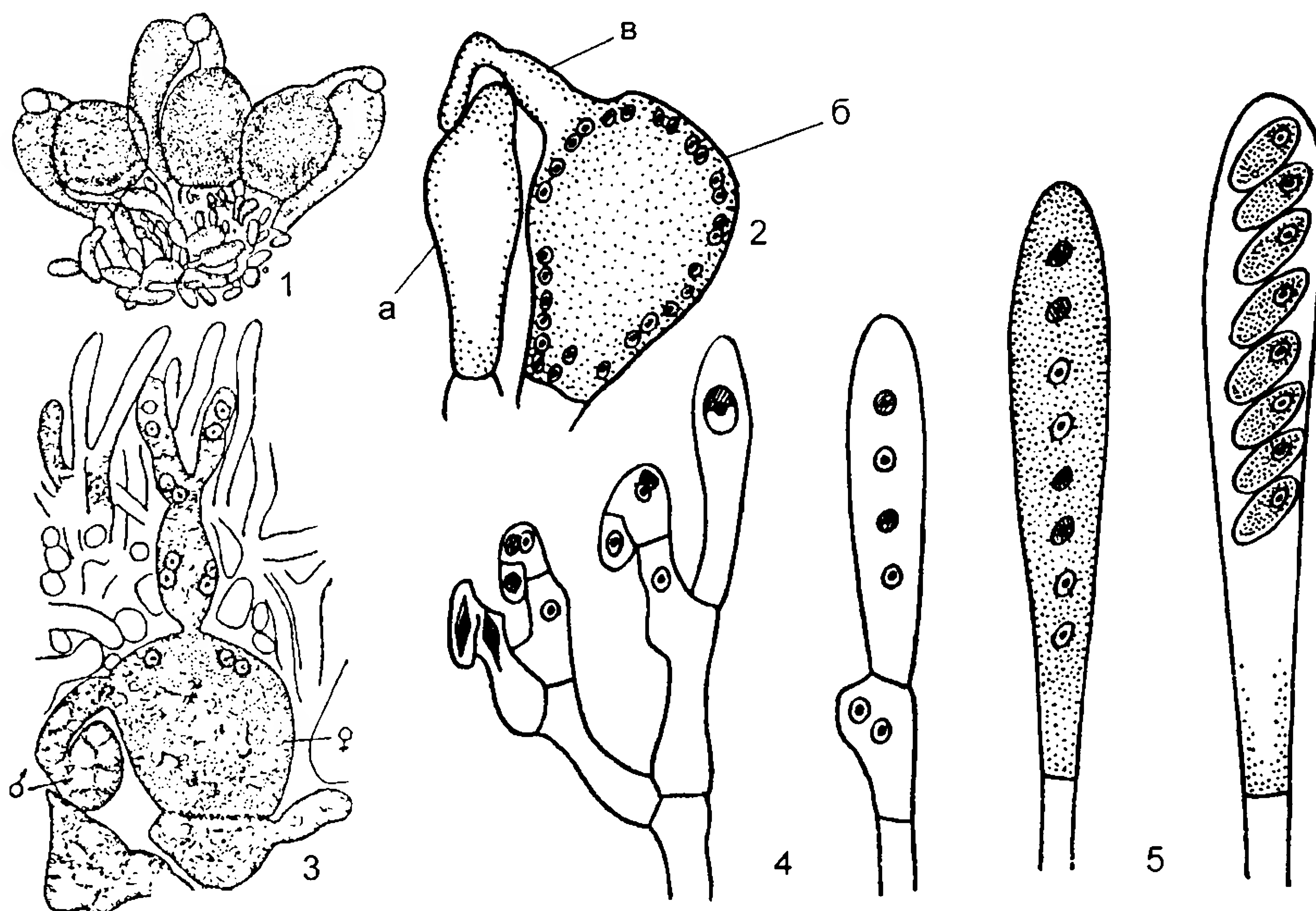


Рисунок 62. Половой процесс и развитие сумок у *Pyronema omphaloides*: 1 — группа половых органов, 2а — антеридий, б, в — аскогон с трихогиной, 3 — развитие двуядерных (дикариотичных) аскогенных гиф из оплодотворенного акскогона, 4 — схема образования сумок из аскогенных гиф с помощью крючка, 5 — молодая и зрелая сумка с аскоспорами.

центре септы остаётся пора, через которую из клетки в клетку мигрируют клеточные органеллы и осуществляется связь между цитоплазмой отдельных клеток. У некоторых аскомицетов, например, дрожжей (порядок *Saccharomycetales*) вегетативное тело — одиночные почкующиеся клетки.

Бесполое размножение экзогенными конидиями, формирующимися на конидиеносцах разнообразного строения (рис. 61 *Б*). В цикле развития аскомикота часто преобладает конидиальное спороношение, которое служит для массового расселения в течение вегетации. У паразитных аскомикота конидиальное спороношение чаще развивается на живом растении-хозяине, а сумчатое — уже на его отмерших частях (листьях, стеблях).

Половой процесс — **гаметангиогамия** — слияние двух многоядерных клеток с недифференцированным на гаметы содержимым. У высших сумчатых он близок к оогамии[1].

Среди аскомикота есть как гомоталличные так и гетероталличные виды, причем гетероталлизм здесь биполярный. Типичный половой процесс изучен у *Pyronema omphaloides* (рис. 62). Женский половой орган — **архикарп** состоит из двух многоядерных клеток: большей — аскогона и отходящей от него вверх меньшей — **трихогины**, быстро теряющей свое содержимое. **Антеридий**, одноклеточный и многоядерный, при оплодотворении переливает своё содержимое через трихогину в **аскогон**. При этом имеет место плазмогамия. Мужские и женские ядра не сливаются, а ассоциируются в пары — **дикарионы**. Из оплодотворённого аскогона вырастают **аскогенные** гифы. Ядра дикариона делятся

[1] Существует гипотеза о происхождении Аскомикота от красных водорослей или общих с ними предков, основанная на сходстве строения их половых органов и характера полового процесса.

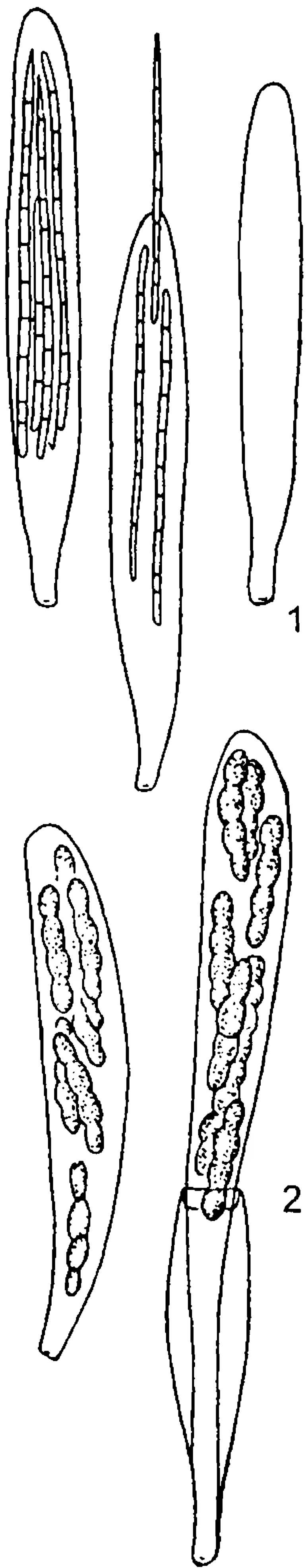


Рисунок 63. Сумки аскомицетов: 1 — унитуникатные, 2 — битуникатные.

синхронно, в результате чего каждая клетка аскогенной гифы содержит пару ядер, или дикарион. Эта стадия называется **дикариотичной**. Из аскогенных гиф развиваются сумки. Конечная клетка аскогенной гифы загибается в виде крючка, а ядра её дикариона синхронно делятся в месте перегиба. Одна пара ядер остаётся в месте перегиба, а вторая пара разделяется: одно ядро переходит в кончик крючка, а второе — в его основание.

Затем возникают две перегородки, отделяющие две одноядерные и одну двуядерную клетку. Две одноядерные клетки сливаются (без слияния ядер), восстанавливая двуядерность базальной клетки, которая в дальнейшем способна повторить указанный цикл и сформировать ещё одну сумку. Средняя двуядерная клетка развивается в сумку. Она увеличивается в размерах, вытягивается, ядра дикариона сливаются, затем диплоидное ядро мейотически делится, после чего следует митотическое деление 4 гаплоидных ядер, вокруг которых формируются 8 аскоспор. При некоторых отклонениях в делении ядер в сумке могут формироваться 2 или 4 аскоспоры. Есть многоспоровые сумки.

К моменту созревания аскоспор в оставшейся цитоплазме сумки гликоген превращается в сахар, тургорное давление в ней резко возрастает и аскоспоры с силой выбрасываются из сумки, т.е. имеет место активное отбрасывание аскоспор, типичное для большинства сумчатых грибов. Таким образом, в цикле развития большинства аскомикота чередуются гаплоидная стадия — аскоспора, мицелий, конидии, половые органы и дикариотичная стадия — оплодотворённый аскогон, аскогенные гифы и короткая диплоидная стадия — молодая сумка с диплоидным ядром.

По строению оболочки и способу освобождения спор сумки разделяют на две группы: **прототуникатные** и **эутуникатные** (рис. 63). Прототуникатная сумка имеет тонкую, мало дифференцированную, расплывающуюся или разрушающуюся оболочку, в результате чего аскоспоры освобождаются пассивно. Эутуникатная сумка имеет плотную оболочку, часто с особым аппаратом для вскрывания и участвует, как описано выше, в активном отбрасывании аскоспор. Эутуникатные сумки могут быть однослойными — **унитуникатные** или двуслойными — **битуникатные**, что служит существенным систематическим признаком для выделения таксонов ранга классов, подклассов и порядков.

В настоящее время система сумчатых грибов подвергается существенной переработке и далека даже от временной стабильности; все предложенные к настоящему времени системы аскомикота дискуссионны. По мнению одного из авторов восьмого издания "Dictionary of the Fungi" (1995) Д. Хоуксворта, в настоящее время ещё недостаточно данных, особенно молекулярно-генетических, для построения полной филогенетической системы сумчатых грибов; это не по-

зволяет на современном этапе исследований пользоваться в системе аскомикота таксонами более высокого ранга, чем порядок. Потому в указанном "Словаре грибов" система сумчатых грибов на уровне таксонов ранга классов отсутствует, а все известные аскомикота распределены между 46 порядками и 264 семействами, включая лихенизированные грибы.

Аналогичный подход принят в упомянутом ранее фундаментальном учебнике Алексопулоса (Alexopoulos et al., 1996). Однако уже в девятом издании "Словаря грибов" "Dictionary of the Fungi" (2001) в этом отделе выделяют шесть классов (табл. 7) . Это свидетельствует о том, что система сумчатых грибов находится в стадии активной разработки. Попытки создания филогенетической или близкой к ней системы сумчатых грибов на основе молекулярно-генетического анализа продолжаются, что приводит к созданию новых классификационных схем этой группы с числом классов от 3 до 11.

Приводимые в работах последних лет (Eriksson, Hawksworth, 1993; "Dictionary of the Fungi", 1995, 2001; Eriksson, Winka, 1997, 1998; Cavalier-Smith, 1998; Eriksson et al., 2001; Petersen, 2002) системы сумчатых грибов достаточно противоречивы. Одни и те же группы помещены в таксоны разного ранга (подотделы, классы, подклассы). В них отсутствует единый подход к принципам выделения таксонов разных уровней.

Предложенные на основе молекулярно-генетических исследований аскомикота современные схемы (системы) не охватывают всё многообразие этой группы грибов. Поэтому в данном издании предложена схема, включающая как таксоны, для которых молекулярно-генетическим анализом подтверждена их монофилетичность, так и полифилетичные таксоны, для которых молекулярных данных для пересмотра таксономического статуса недостаточно. Использованная схема достаточно эклектична. Однако на данном этапе развития систематики сумчатых грибов ее можно использовать как рабочую[1] . В предложенной системе авторы предприняли попытку "примирить" последнюю систему Петерсена (Petersen, 2002), построенную на основе данных молекулярно-генетического анализа, с достаточно прагматичными системами, основанными на комплексах макро- и микроморфологических, онтогенетических и биохимических признаков (Программы спецкурсов, 2001).

По месту формирования сумок, особенностям их строения и результатам молекулярно-генетических исследований во многих системах грибов аскомикота подразделяют на следующие классы.

Класс Археаскомицеты — *Archiascomycetes* (= *Taphrinomycetes*). Класс выделен на основании сравнения результатов секвенирования нуклеиновых кислот. Наиболее древняя группа, являющаяся предположительно исходной для остальных аскомикота. Плодовые тела в основном отсутствуют. Сумки эутуникатные.

Класс Гемиаскомицеты, или Голосумчатые — *Hemiascomycetes*[3] — плодовые тела отсутствуют, сумки прототуникатные, образующиеся непосредственно на мицелии или при слиянии одиночных клеток.

---

[1] Обзор системы сумчатых грибов системы девятого издания "Dictionary of the Fungi" (2001) приведен в разделе "Грибы: место в системе живого мира, происхождение и эволюция" на стр.10.

Класс Настоящие сумчатые — *Ascomycetes* (= *Euascomycetes*)[4] — сумки эутуникатные — унитуникатные, реже прототуникатные, образуются внутри или на поверхности плодовых тел.

Класс Локулоаскомицеты — *Loculoascomycetes* (= *Dothideomycetes*) — сумки эутуникатные — битуникатные, образуются в особых полостях (локулах), возникающих в сплетении мицелия — аскостроме, или псевдотеции. На основе данных молекулярно-филогенетического анализа группа полифилетичная.

Аскомикота, в основном, монофилетическая группа, включающая около 75 % всех описанных видов грибов. В настоящее время к сумчатым грибам относят анаморфные несовершенные (митоспоровые) грибы — дейтеромицеты (в традиционном смысле), характеризующиеся сходным строением вегетативных структур и клеточной стенки при отсутствии в цикле развития сумок и наличии только конидиальной (бесполой) стадии — анаморфы. В эту же группу включают лихенообразующие симбиотрофные грибы, составляющие почти четверть видов аскомикота. Последние в ряде систем грибов ранее (в классических учебниках) рассматривались в качестве самостоятельного отдела лишайники — *Lichenes* или *Mycophycophyta* (Маргелис, 1983). В настоящем издании лихенообразующие грибы описываются в качестве самостоятельной трофической группы.

Аскомикота широко распространены в природе. Среди них можно найти представителей почти всех эколого-трофических групп грибов, как сапротрофов, так и паразитов растений, животных, человека.

Класс археаскомицеты — *Archiascomycetes*

Плодовые тела отсутствуют. Разнородная по морфологии группа: некоторые виды одноклеточные, другие образуют как одиночные клетки, так и многоклеточные гифы. Включает по разным источникам от 2 до 5 порядков (например, *Protomycetales, Pneumocystidales*, *Schizosaccharomycetales*[1], *Neolectales*). Содержит часть видов, ранее относившихся к классу голосумчатых (*Hemiascomycetes*), в частности, род тафрина *Taphrina*, делящиеся дрожжи *Schizosaccharomycetes*[1]. Роды отдалённо связаны друг с другом и, вероятно, отражают раннюю эволюцию *Ascomycota*. Основной порядок *Taphrinales*[2].

Порядок тафриновые — *Taphrinales*

Сумки у видов этого порядка формируются из особых двуядерных аскогенных клеток, располагающихся на мицелии рыхлым слоем. Все тафриновые (около 100 видов) — паразиты высших растений, вызывающие деформации листьев, стеблей, плодов.

---

[1] В девятом издании "Dictionary of the Fungi" (2001) класс *Saccharomycetes*. Делящиеся дрожжи схизосахаромицеты выделяют самостоятельный класс *Schizosaccharomycetes*.

[2] В девятом издании "Dictionary of the Fungi" (2001) выделен в самостоятельный класс *Taphrinomycetes*.

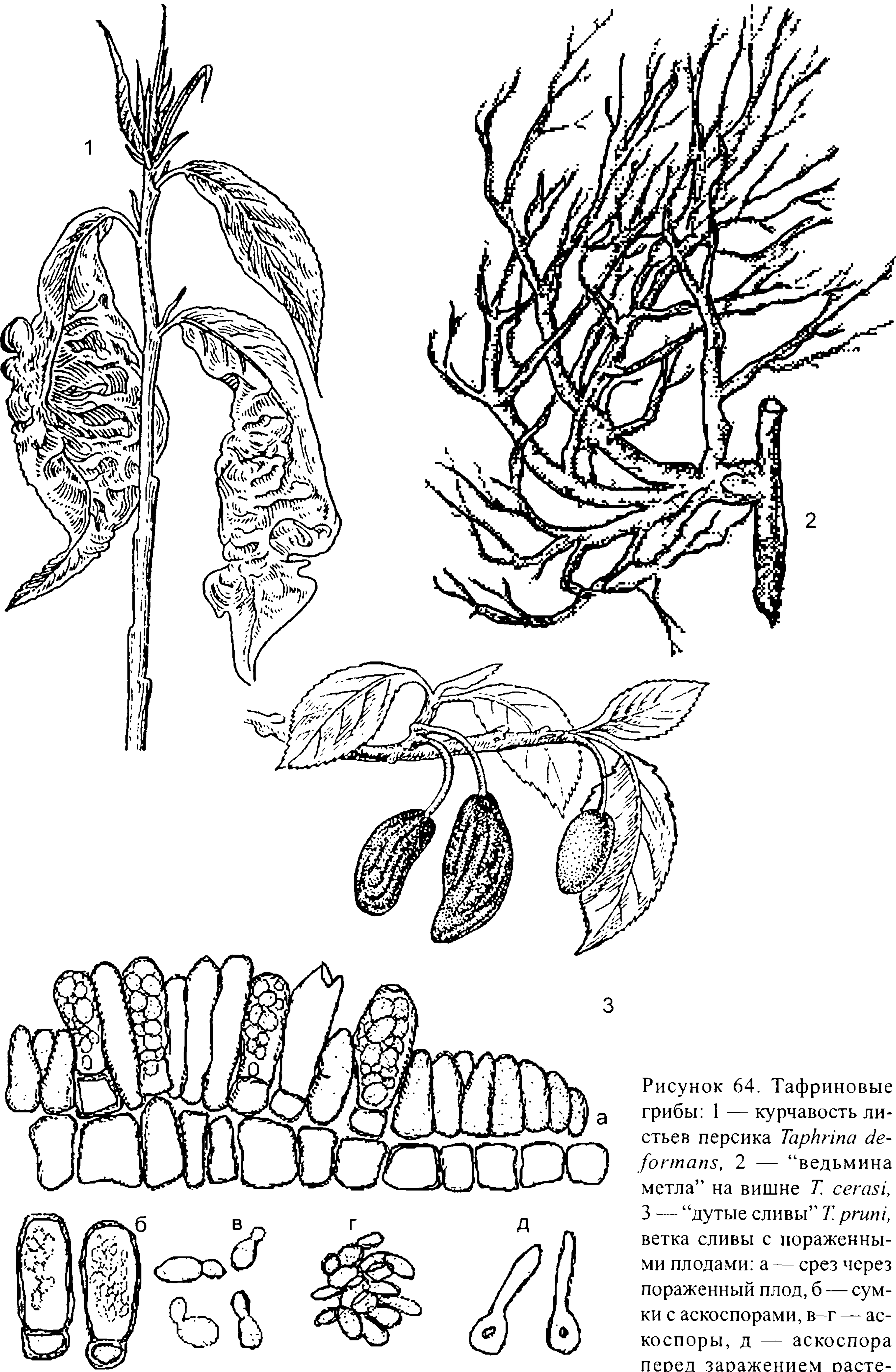


Рисунок 64. Тафриновые грибы: 1 — курчавость листьев персика *Taphrina deformans*, 2 — "ведьмина метла" на вишне *T. cerasi*, 3 — "дутые сливы" *T. pruni*, ветка сливы с пораженными плодами: а — срез через пораженный плод, б — сумки с аскоспорами, в–г — аскоспоры, д — аскоспора перед заражением растений.

Виды рода тафрина (*Taphrina*) вызывают разнообразные поражения различных видов растений. *T. deformans* является возбудителем курчавости листьев персика, *T. cerasi* вызывает образование "ведьминых мётел" на ветвях вишни, *T. pruni* поражает плоды сливы и черёмухи, где образуются так называемые "дутые плоды" или "кармашки". В тканях растений, поражённых этими грибами, образуется β-индолилуксусная кислота, которая вызывает разрастание и деформацию поражённых органов растений (рис. 64).

Заражение растения-хозяина происходит дикариотичным мицелием, который образуется или в результате слияния двух аскоспор или при объединении двух ядер гаплоидного мицелия. Дикариотичный мицелий распространяется по межклетникам, при этом гифы, расположенные между эпидермисом и кутикулой, образуют слой аскогенных двуядерных клеток, из которых формируются сумки после слияния дикариона и последующего мейотического деления диплоидного ядра. Аскоспоры тафриновых могут почковаться, как находясь в сумке, что приводит к её многоспоровости, так и после их отбрасывания на субстрате.

Таким образом, в цикле развития тафриновых, в отличие от большинства голосумчатых, преобладает дикариотичная стадия, приуроченная к паразитной фазе развития гриба, а гаплоидная сапротрофная стадия очень коротка и представлена аскоспорами или кратковременно существующим мицелием.

Класс гемиаскомицеты, или голосумчатые — *Hemiascomycetes*

Класс объединяет примитивные сумчатые грибы, у которых нет плодовых тел, сумки образуются на мицелии непосредственно из зиготы или специальных аскогенных клеток. Стадия аскогенных гиф отсутствует. Половой процесс напоминает зигогамию, когда сливаются две многоядерные клетки, однако, в отличие от зигоспоры мукоровых, зигота гемиаскомицетов не переходит в состояние покоя, а непосредственно превращается в сумку.

Основной порядок, выделяемый по строению вегетативного тела, образу жизни и особенностям цикла развития — *Saccharomycetales*.

Порядок сахаромицетовые — *Saccharomycetales*[1]

Сумки располагаются на мицелии беспорядочно, поодиночке. У многих представителей порядка (дрожжей) настоящий мицелий отсутствует. Вместо него имеются почкующиеся клетки.

В этом случае сумки формируются как одиночные клетки непосредственно из зиготы. Дикариотичной стадии нет. Сахаромицеты живут как сапротрофы на субстратах, богатых сахарами: в сахаристых истечениях растений, на поверхности плодов, в нектаре цветов и т.д. Есть среди них почвенные виды. Широкое распространение и особо важное значение имеют дрожжи из семейства са-

[1] В девятом издании "Dictionary of the Fungi" (2001) выделены в самостоятельный класс *Schizosaccharomycetes*.

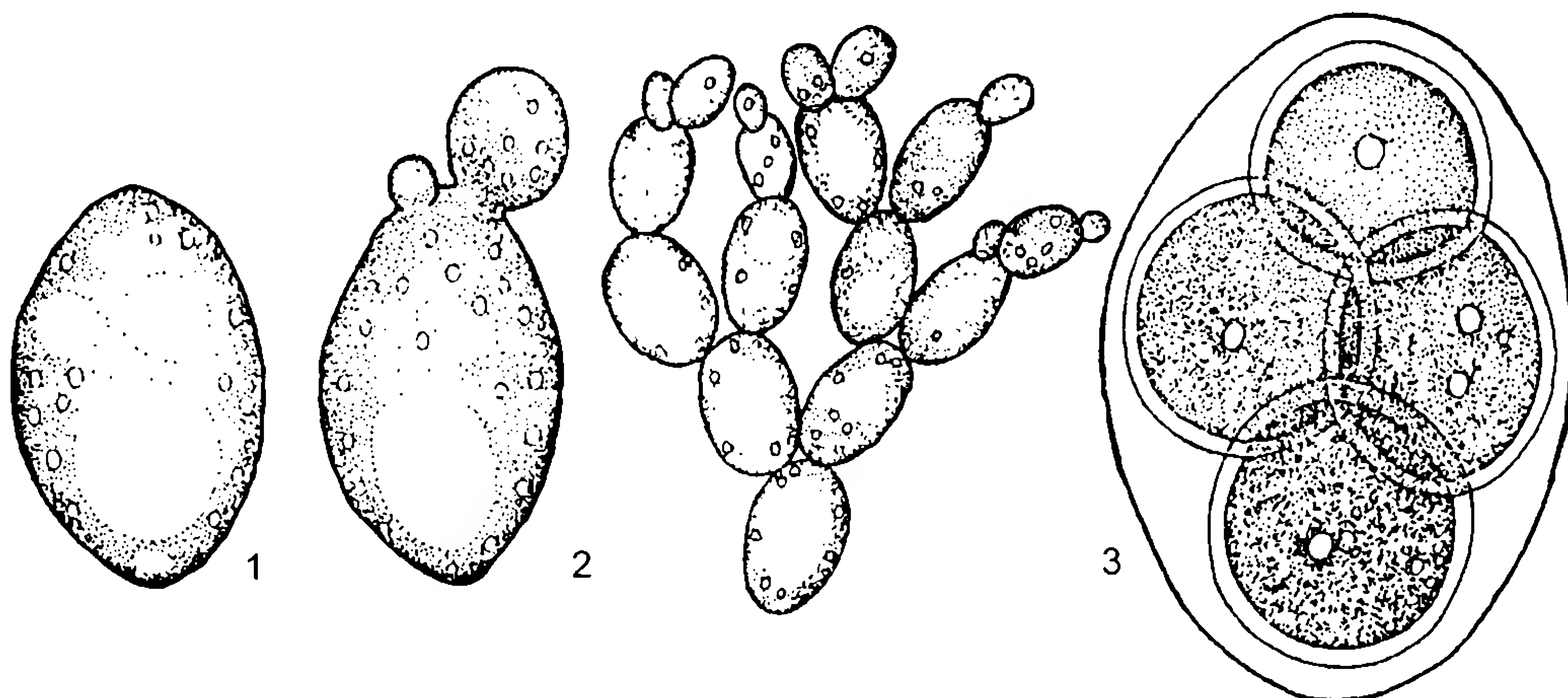


Рисунок 65. *Saccharomyces cerevisiae* — "пекарские дрожжи": 1 — клетка дрожжей, 2 — почкующиеся клетки, 3 — сумка со спорами.

харомицетов (*Saccharomycetaceae*). Их одиночные клетки, размножающиеся почкованием, представляют собой вторично упрощённый таллом, где упрощение от клеточного мицелия к отдельным клеткам связано с обитанием в жидких средах с высоким содержанием сахаров. В некоторых условиях (например, при снижении концентрации сахара в среде) у ряда видов дрожжей клетки после почкования не расходятся и образуют псевдомицелий.

Развиваясь на средах с сахарами, дрожжи вызывают спиртовое брожение — превращение сахара в этиловый спирт и углекислый газ:



$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\,C_2H_5OH + CO_2$$

Род сахаромицес (*Saccharomyces*) включает как виды обитающие в природе, так и известные только в культуре. К последним относятся "пекарские дрожжи" — *S. cerevisiae* (рис. 65), которые представлены сотнями рас, различающихся по физиолого-биохимическим свойствам, и широко используются в хлебопечении, виноделии и спиртовой промышленности. Хотя эти процессы и производства используются человеком с древнейших времен, участие в них дрожжей было установлено лишь в 1876 г. известным французским ученым Луи Пастером. Другие виды рода *Saccharomyces* встречаются в природе в диком состоянии, например, на поверхности ягод винограда, участвуя в сбраживании его сока при приготовлении вин.

Дрожжи легко культивируются, быстро растут на разнообразных растительных средах, содержат значительное количество белков, углеводов и жиров и могут быть использованы как кормовой продукт. Для промышленного получения такого кормового препарата используют *Candida utilis* или кормовые дрожжи.

Гриб *Eremothecium ashbyi* (семейство *Spermophthoraceae*), отличающийся многоспоровыми сумками с веретеновидными аскоспорами, в природных условиях паразитирующий на коробочках хлопчатника, обладает способностью синтезировать большие количества рибофлавина (витамин B_2) и используется в микробиологической промышленности для получения этого вещества.

Класс эуаскомицеты, настоящие сумчатые, или плодосумчатые — *Ascomycetes* (*Euascomycetes*)

Сумки образуются из аскогенных гиф внутри или на поверхности плодовых тел. По строению оболочки они эутуникатные — унитуникатные, у группы клейстомицетов — прототуникатные (рис. 63). У большинства видов наблюдается активное отбрасывание аскоспор. Класс включает около 90% видов отдела *Ascomycota*. Большинство недавно проведённых молекулярно-генетических исследований достаточно чётко очерчивают этот класс.

Плодовые тела — **аскокарпы**, или **аскомы** трёх типов.

Клейстотеций — замкнутое шаровидное плодовое тело, одетое плотной, чаще тёмноокрашенной оболочкой — **перидием** (рис. 66, *1*). Сумки в нем располагаются беспорядочно. Оболочки сумок прототуникатные, быстро разрушаются. Сумки и аскоспоры освобождаются пассивно после разрушения перидия и оболочек сумок.

Перитеций — полузамкнутое плодовое тело округлой, грушевидной или кувшиновидной формы с узким отверстием на вершине, через которое происходит активное выбрасывание аскоспор из сумок. Сумки унитуникатные, цилинд-

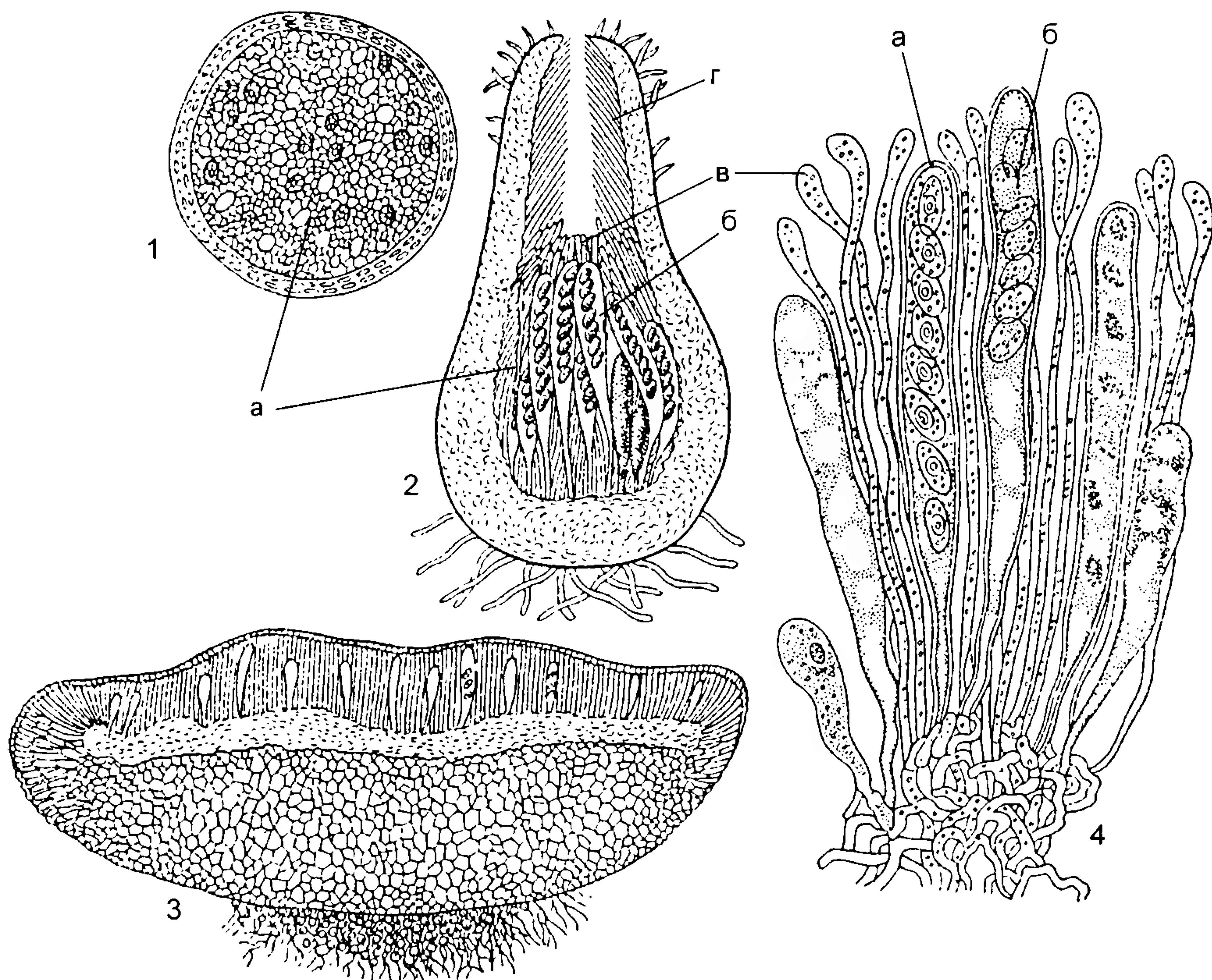


Рисунок 66. Типы плодовых тел сумчатых грибов: 1 — клейстотеций, 2 — перитеций, 3 — апотеций 4 — гимений апотеция (а — сумки, б — споры в сумке, в — парафизы, г — перифизы),

рические или булавовидные расположены в перитеции пучком или слоем (рис. 66, 2). Между ними находятся стерильные нити — **парафизы**. В верхней части перитеция — носике обычно расположены **перифизы** — короткие нитевидные гифы, направленные к отверстию перитеция. Сумки поочередно подрастают к отверстию перитеция. Под действием тургорного давления их оболочки разрываются, а аскоспоры отбрасываются на расстояние до нескольких сантиметров. Затем оболочка этой сумки опадает, и на её место врастает другая сумка. Этот процесс повторяется, пока все сумки перитеция не отбросят аскоспоры.

У представителей порядка настоящих мучнисторосяных, или эризифовых грибов — *Erysiphales* — паразитов высших растений — плодовые тела представляют собой как бы переходную форму от клейстотеция к перитецию. Они шаровидные, замкнутые, но сумки расположены в них пучком или слоем. При разрыве перидия аскоспоры выбрасываются из сумок, т.е. освобождаются активно. Поэтому в литературе можно встретить двойственное наименование плодовых тел эризифовых грибов: и клейстотеций и перитеций.

Апотеций — блюдцевидное или чашевидное открытое плодовое тело (рис. 66, *3*). На его верхней стороне расположен слой, состоящий из унитуникатных сумок и парафиз, называемый **гимением** (рис. 66, *4*). Аскоспоры из сумок отбрасываются активно. Расположение сумок в виде открытого слоя даёт возможность одновременного освобождения спор из многих сумок. Из апотециев аскоспоры отбрасываются на расстояния 0,5–20 см от сумок, а у некоторых видов — до 60 см.

Апотеций — наиболее совершенный тип плодового тела сумчатых грибов, обеспечивающий как образование наибольшего количества аскоспор, так и возможность их одновременного и независимого отбрасывания из сумок.

По типу плодового тела в пределах класса эуаскомицетов выделяют три группы порядков: плектомицеты (или клейстомицеты)– с клейстотециями, пиреномицеты — с перитециями и дискомицеты — с апотециями. В некоторых системах грибов этим группам присваивается ранг классов[1].

Плектомицеты

Плодовые тела — клейстотеции, размером 1–2 мм в диаметре, чаще тёмноокрашенные. Освобождение аскоспор всегда пассивное. Сумки в плодовых телах расположены беспорядочно. По особенностям строения клейстоциев и биологическим характеристикам выделяют следующие порядки — *Ascosphaerales, Onygenales, Elaphomycetales, Eurotiales*. Типичный для этой группы порядок — эвроциевые (*Eurotiales*).

---

[1] В ряде систем этот класс подразделяют на три самостоятельных класса, различающихся по типу плодовых тел (Ainsworth, 1966, 1971; Eriksson, Hawksworth, 1993): клейсто- или плектомицеты — *Plectomycetes*, пиреномицеты — *Pyrenomycetes*, дискомицеты — *Discomycetes*. Для двух первых групп в результате анализа последовательностей генов 18S и 25S рРНК установлена монофилия. Дискомицеты в целом парафилетическая группа.

Порядок эвроциевые — *Eurotiales*

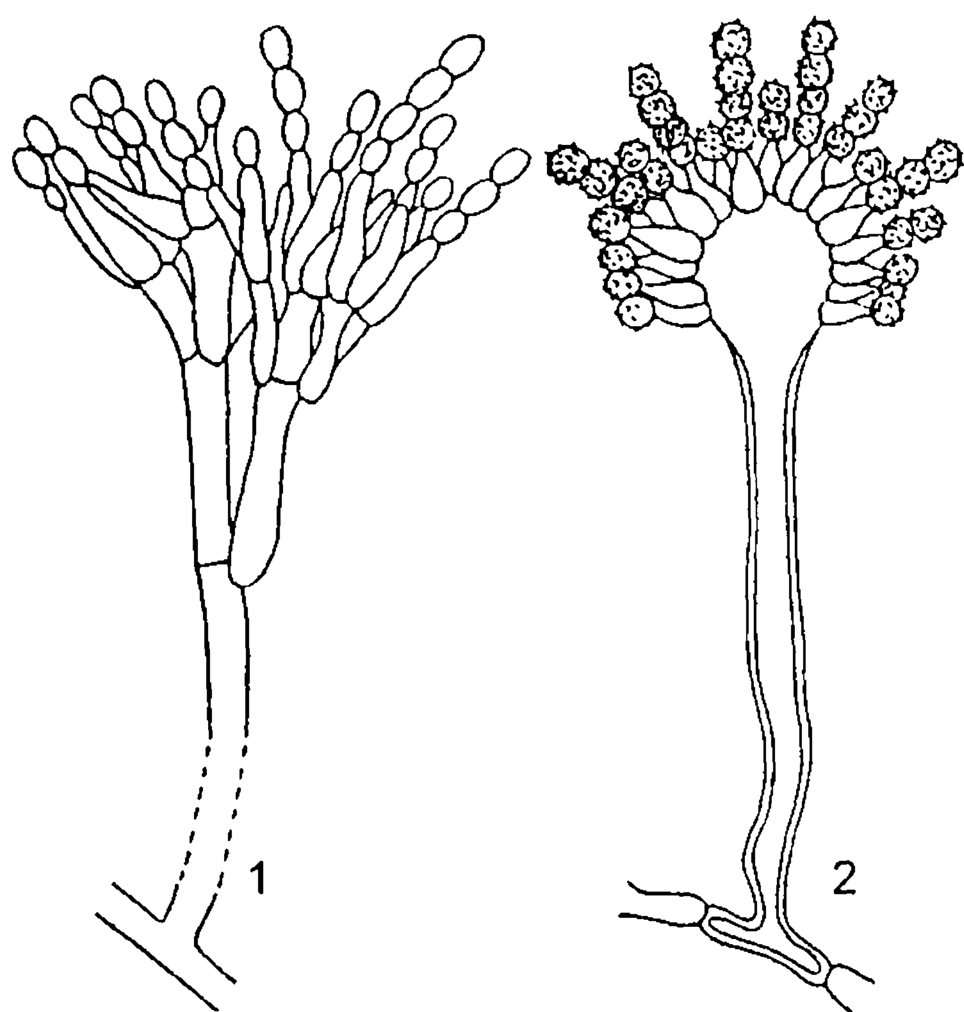


Рисунок 67. Конидиальные стадии эвроциевых грибов: 1 — *Penicillium*, 2 — *Aspergillus*.

Клейстотеций типичный, шаровидный с беспорядочно расположенными сумками. Образуется обычно на мицелии. Бесполое размножение конидиями, расположенными одиночно или цепочками на одноклеточных или многоклеточных, часто сильно разветвлённых конидиеносцах. Стадия бесполого размножения обычно преобладает в цикле развития эвроциевых грибов. Сумчатая стадия — клейстотеций — образуется реже, а у части видов она отсутствует (или до сих пор не обнаружена) и тогда такие виды относят к анаморфным грибам.

Потеря сумчатой стадии — аском — известна и для других сумчатых грибов. По этой причине исторически сложилось так, что конидиальные стадии — анаморфы многих сумчатых грибов имеют собственные названия и относятся к группе анаморфных грибов, а их сумчатые стадии к соответствующим группам аскомикота.

Большинство эвроциевых — почвенные сапротрофы. Они широко распространены в почвах различных климатических областей, принимая участие в почвообразовательном процессе. Много среди них сапротрофы на растительных и других субстратах, плесневение которых они вызывают.

Наиболее распространены виды из родов эвроциум — *Eurotium* и эмерицелла — *Emericella*, анаморфные (конидиальные) стадии которых имеют собственные названия и относятся к родам несовершенных грибов *Penicillium* и *Aspergillus* (рис. 67). Грибы этих родов вызывают плесневение семян, гниение овощей и плодов при хранении, поражают всходы многих сельскохозяйственных растений. Например, аспергиллёзная гниль плодов при хранении, голубая и зелёная плесени цитрусовых и другие. Принимают они участие и в биодеструкции различных материалов, вызывая их биоповреждения. Есть среди эвроциевых виды, патогенные для животных и человека, например, возбудитель опасной болезни — гистоплазмоза — *Emmonsiella capsulata*.

Многие эвроциевые и родственные им несовершенные грибы из родов пенициллиум и аспергиллус — *Penicillium* и *Aspergillus* — образуют антибиотики, ферменты, органические кислоты и другие биологически активные вещества и используются как продуценты этих веществ в микробиологической промышленности. Из указанной группы грибов особое значение и известность приобрел *P. chrysogenum*, образующий антибиотик пенициллин, получивший самое широкое применение в медицинской практике.

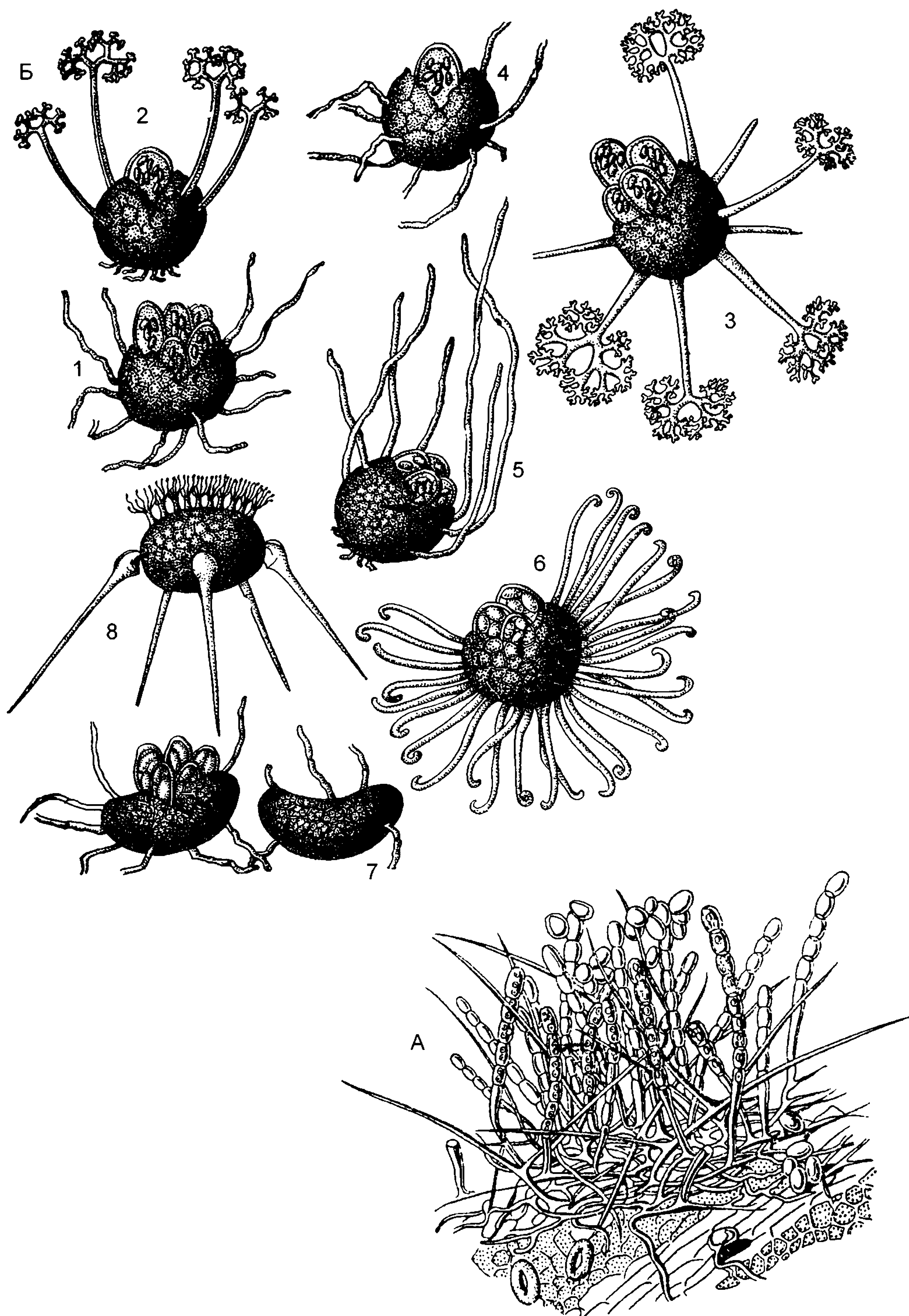


Рисунок 68. Порядок *Erysiphales*: А — конидиальное спороношение; Б — перитеции: 1 — *Erysiphe*, 2 — *Podosphaera*, 3 — *Microsphaera*, 4 — *Sphaerotheca*, 5 — *Trichocladia*, 6 — *Uncinula*, 7 — *Leveillula*, 8 — *Phyllactinia*; В — на стр. 80.

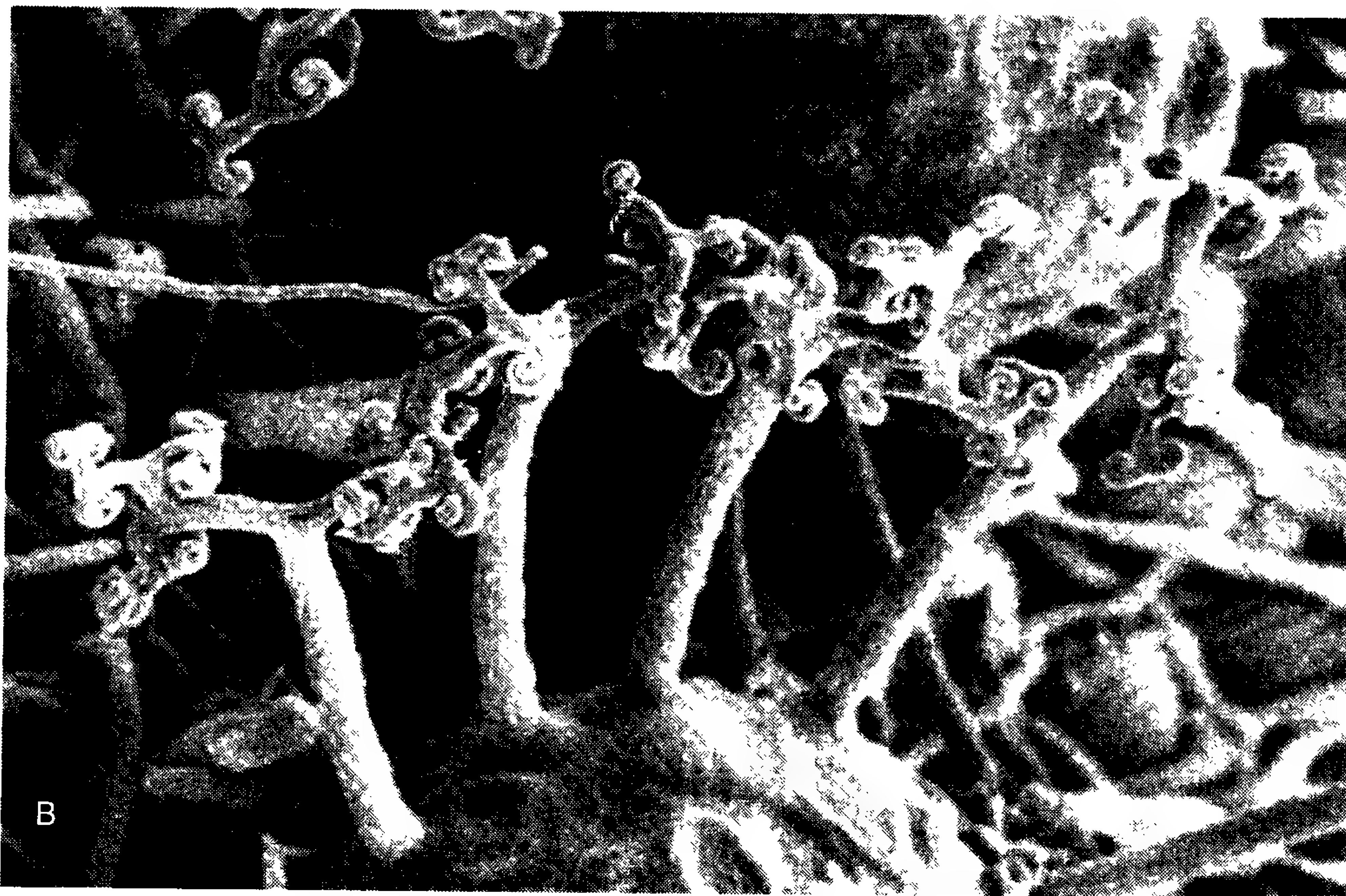


Рисунок 68. В — перитеции *Podosphaera* (фото СЭМ) — http:www.aspnet.org

Пиреномицеты

Плодовые тела перитеции. Сумки унитуникатные, аскоспоры освобождаются активным отбрасыванием. Основные порядки: *Erysiphales*, *Microascales*, *Sordariales*, *Xylariales*, *Hypocreales* и *Clavicipitales*.

Порядок эризифовые, или настоящие мучнисторосяные — *Erysiphales*

Грибы порядка *Erysiphales* хорошо очерченная группа эуаскомицетов — облигатных паразитов цветковых растений, почти исключительно двудольных. Из однодольных поражаются различные виды злаков.

Плодовые тела замкнутые, но в зрелых плодовых телах сумки расположены пучком, споры отбрасываются активно. Поэтому плодовые тела эризифовых грибов можно рассматривать как перитеции. В целом их можно считать переходными формами аском — от клейстотеция к перитецию.

В порядке *Erysiphales* одно семейство *Erysiphaceae*. Грибы этого семейства имеют две стадии развития — конидиальную (анаморфную) и сумчатую (телеоморфную).

Конидиальная стадия на растениях проявляется в виде белого, позднее темнеющего налёта на листьях, а иногда и на репродуктивных органах. Больные растения напоминают обсыпанные мукой, поэтому грибы этого порядка получили название мучнисторосяных (рис.61 *А*, 68 *А*). Налёт состоит из мицелия и

конидий, одиночных или в цепочках, располагающихся на поверхности поражённых органов, прикрепляющихся к ним при помощи аппрессориев. В клетки растений гриб проникает при помощи гаусториев. Только у одного рода — левейллюла — *Leveillula* — мицелий развивается внутри тканей растений, лишь частично выходя на поверхность (рис. 68, *7*). Виды этого рода главным образом распространены в жарком сухом климате и образование внутритканевого мицелия — приспособление гриба к обитанию в условиях низкой влажности.

Конидии мучнисторосяных грибов распространяются воздушными течениями, заражая новые растения. За лето может образоваться несколько поколений конидиальной стадии. Конидии эризифовых грибов могут прорастать и в сухую погоду, иногда при влажности до 60 %.

В конце вегетационного периода начинает развиваться сумчатая стадия. На мицелии образуется аскогон (без трихогины) и расположенный рядом антеридий. Содержимое антеридия переливается в аскогон. После оплодотворения он разрастается и делится на ряд клеток. Одна из клеток получает два ядра (дикарион). В односумчатых перитециях эта оплодотворённая клетка трансформируется в сумку. В многосумчатых перитециях из оплодотворённой клетки вырастают аскогенные гифы, на каждой из них развивается сумка. Половые продукты (сумки) обрастаются гифами мицелия, образуя два слоя перидия. Наружный слой складывается из плотных тёмно окрашенных гиф, образующих оболочку перитеция.

На клетках оболочки развиваются выросты — придатки разного строения, иногда окрашенные в коричневый цвет. Некоторые придатки (простые) напоминают мицелий и переплетаются с ним (рис. 68 *Б, 5*). Другие принимают вертикальное положение и имеют разную форму в верхней части — спирально закрученную или разветвлённую(рис. 68 *Б, 2, 3, 6, 8*). Внутренний слой перидия состоит из быстро лизирующихся гиф и выполняет питательные функции. От давления сумок перитеции растрескиваются, сумки разрываются, и споры выбрасываются наружу. Созревание перитециев у большинства видов происходит весной или поздней осенью. Они (перитеции) служат для перенесения грибом неблагоприятных условий и для перезимовки.

У многих эризифовых грибов мицелий зимует в почках многолетних растений (например, возбудитель мучнистой росы яблони) или на зимующих розетках озимых злаков или многолетних двудольных.

Систематика эризифовых основана на строении придатков перитециев и количестве сумок в них (рис. 68 *Б–В*).

Наиболее известны следующие роды: *Erysiphe* — придатки простые, переплетающиеся с мицелием, сумок в перитециях много (рис. 68 *Б, 1*). Широко распространённый вид *E. graminis* — паразит злаков[1]. Этот вид разделяют на ряд специальных форм (*forma specialis* — f.sp.), приуроченных к определённым родам злаков. На пшенице — f.sp. *tritici;* на пыреях — f.sp. *agropyri*; на костре — f.sp. *bromi*; на овсе f.sp. *avenae* и т.д. На растениях различных семейств широко распространён вид *E. cichoracearum*. Этот вид приносит большой вред тыквенный растениям, особенно огурцам при тепличной культуре.

---

[1] В последние годы вид *Erysiphe graminis* относят в роду *Blumeria* с единственным видом *B. graminis.*

Род *Sphaerotheca* тоже имеет простые придатки на перитециях, содержащих одну сумку. Весьма вредоносен гриб *S. mors-uvae*, поражающий крыжовник и чёрную смородину (рис. 68 *Б, 4*).

Представители рода *Microsphaera* имеют прямые жёсткие придатки, дихотомически разветвлённые на концах, сумок в перитециях много. Один из опасных паразитов дуба — *M. alphitoides* — поражает молодые побеги и поросль (рис. 68 *Б, 3*).

В роде *Podosphaera* придатки такие же, как у грибов предыдущего рода, но сумка в перитеции одна. Гриб паразитирует на многих розоцветных. Особенно вредит яблоне и розам. Зимует в почках побегов или на внешней стороне побегов в виде мицелиальных плёнок (рис. 68 *Б, 2, В*).

У представителей рода *Uncinula* придатки закручены на концах в виде спирали. Сумок в перитециях много. На винограде паразитирует *U. necatrix*; на видах ив — *U. salicis*. Грибы этого рода часто зимуют в почках питающих растений (рис. 68 *Б, 6*).

Род *Phyllactinia* имеет придатки двух видов. В верхней части перитеция придатки небольшие ветвистые, выделяющие слизь, а в средней части (по экватору) — прямые в виде шипов, вздутых у основания. При подсыхании листа шиповидные придатки приподнимают перитеций, который сдувается ветром, переворачивается в воздухе, располагаясь вниз короткими клейкими придатками и, попав на субстрат, приклеивается к нему (рис. 68 *Б, 8*).

К эризифовым грибам относится род *Oidium*. У видов этого рода сумчатая стадия неизвестна и они развиваются только в конидиальной, характерной для порядка стадии. Из видов этого рода в России наиболее часто встречается *O. euonymi-japonici* на видах бересклета в оранжереях, а на юге и в открытом грунте.

Современная эволюция эризифовых идёт по трём направлениям: потеря половой стадии и развитие только в конидиальной, захват новых экологических ниш, расширение круга поражённых растений.

Известны гипотетические предки эризифовых грибов — это ископаемые грибы, названные *Erysiphes*, найденные на листьях *Ficus* в третичных отложениях юго-запада России.

Порядок микроасковые — *Microascales*

Небольшой порядок пиреномицетов, у представителей которого перитеции имеют длинную шейку, через которую с помощью обильной слизи, образовавшейся при расплывании оболочки сумок, аскоспоры выталкиваются наружу. Микроасковые — сапротрофы на растительных субстратах или паразиты высших растений. Наиболее важный род офиостома — *Ophiostoma* с видом *O. ulmi* — возбудителем усыхания ильмовых или так называемой "голландской болезни вязов"[1]. Этот гриб наносит большой ущерб лесам и паркам. Поражённые деревья легко узнать по усыхающим концам ветвей, увядающим листьям. Весной

[1] Возбудителя голландской болезни вязов в последнее время относят к виду *Ophiostoma novo-ulmi* (syn. *Ceratocystis ulmi*).

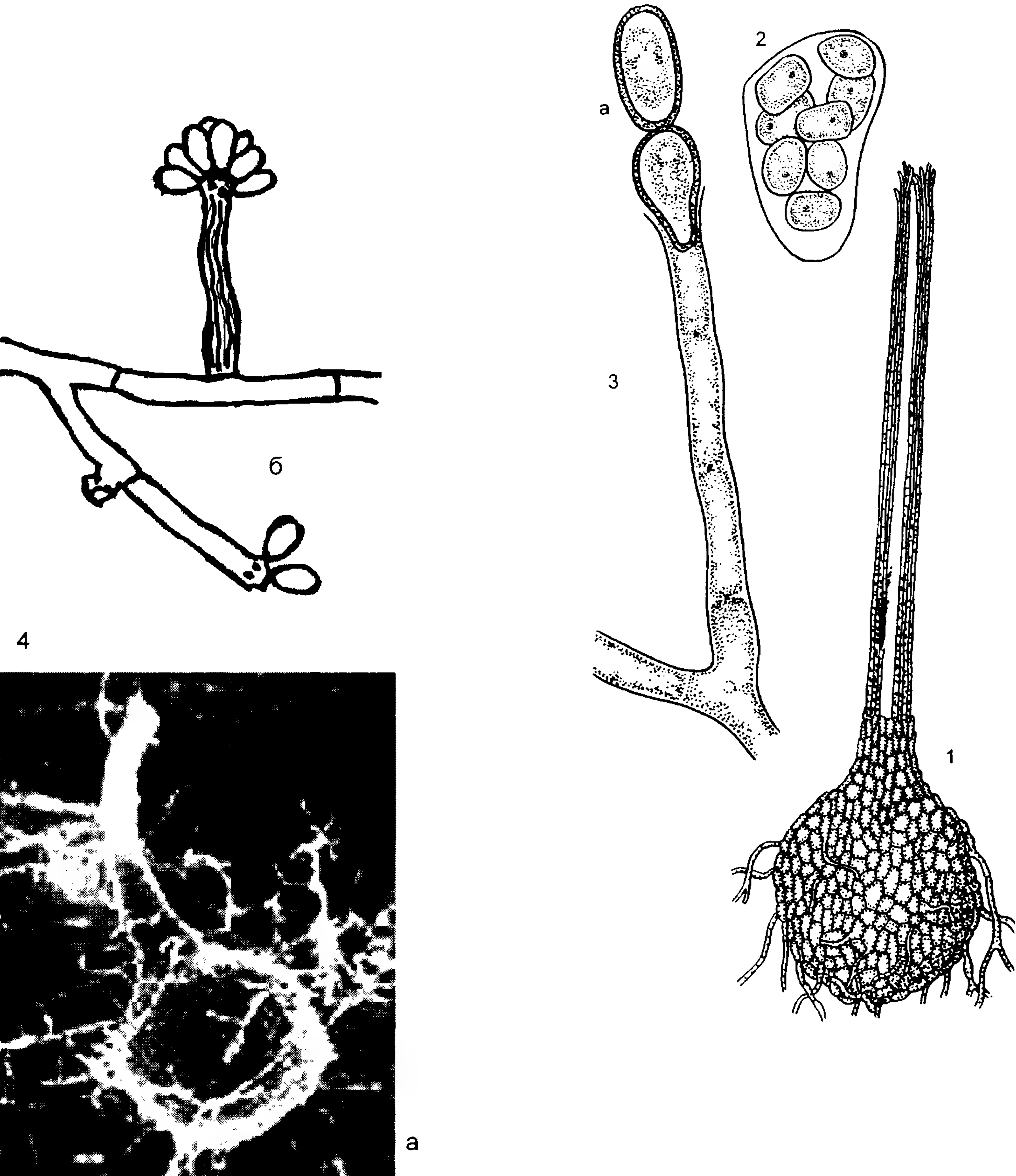




Рисунок 69. Возбудитель голландской болезни вязов *Ophiostoma ulmi*: 1 — перитеций; 2 — сумка с аскоспорами; 3 — конидиальная стадия: а — споры, б — коремия; 4а — перитеций на мицелии (СЭМ), б — коремии (слева — в световом микроскопе, справа — СЭМ) (www.aspnet.org).

под корой деревьев развивается конидиальное спороношение гриба, носящее название графиум вязовый — *Graphium ulmi*, по которой болезнь называют ещё графиоз ильмовых. Это чёрные пучки конидиеносцев (коремии)с конидиями на вершине (рис. 69). Конидии переносятся жуками (ильмовыми заболонниками) и вызывают заражение деревьев. Перитеции образуются в трещинах коры и ходах жуков.

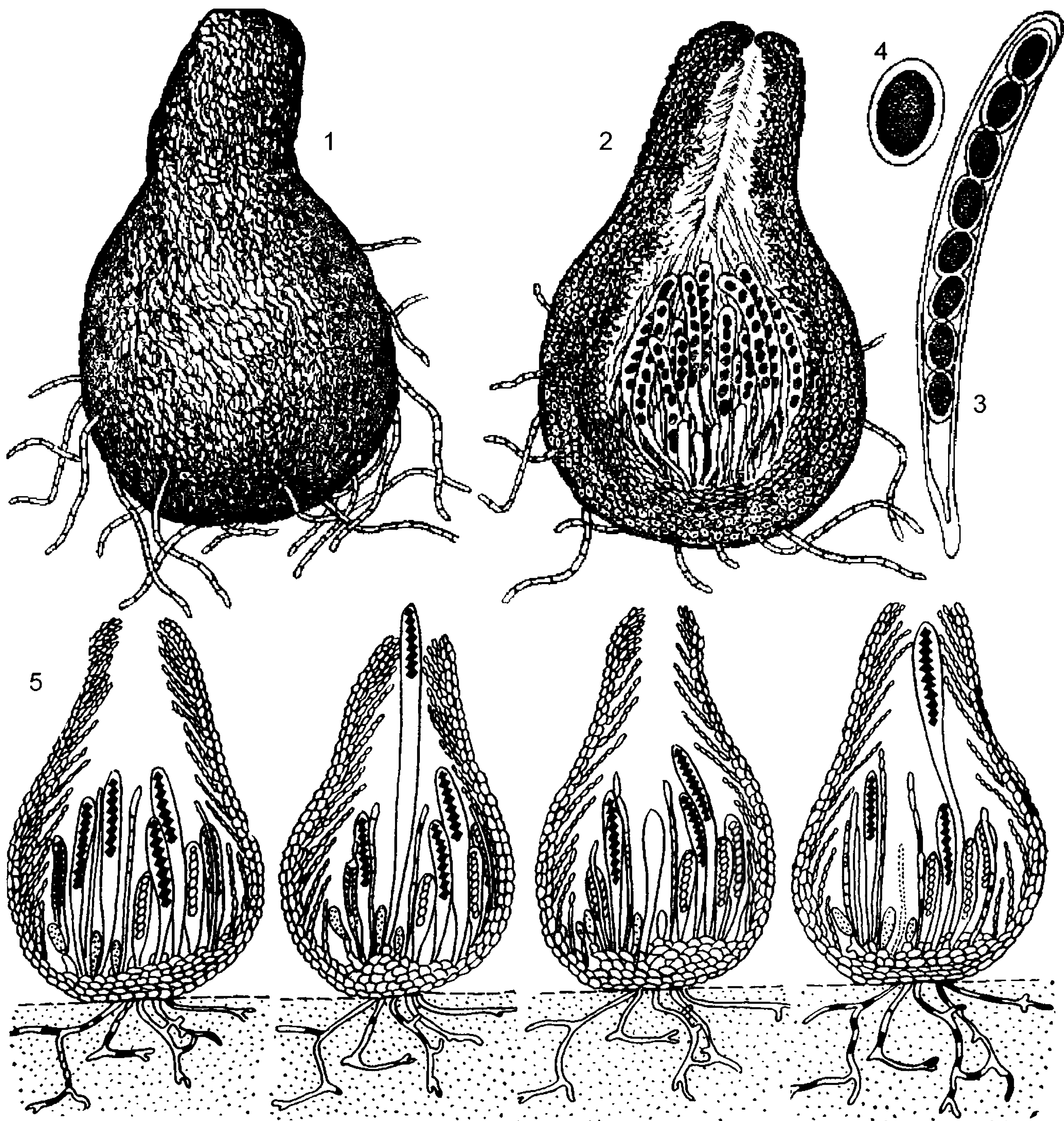


Рисунок 70. *Sordaria fumicola*: 1 — общий вид перитеция, 2 — перитеций в разрезе, 3 — сумка с аскоспорами, 4 — отдельная спора с толстой слизистой оболочкой, 5 — выбрасывание аскоспор из перитеция.

Порядок Сордариевые — *Sordariales*

Плодовое тело — типичный перитеций с тёмноокрашенной оболочкой, перидием — плёнчатым, кожистым или твёрдым. Перитеции формируются свободно на мицелии.

В основном грибы этого порядка сапротрофы: в почве, на растительных остатках, на навозе травоядных (**копротрофные** виды). Есть среди них и паразиты высших растений.

Копротрофный гриб сордария навозная — *Sordaria fumicola.* Перитеций около 1 мм в диаметре, видимый невооружённым глазом, имеет плёнчатый перидий бурого цвета. Внутри находится пучок сумок с крупными тёмноокрашенными аскоспорами. Аскоспоры, выброшенные из перитеция, прилипают к траве слизистыми обёртками и вместе с ней попадают в кишечный тракт травоядных животных, пройдя который неповреждёнными, они вновь оказываются на своём субстрате — навозе (рис. 70). *S. fumicola* размножается только аскоспорами. Конидиальное спороношение у гриба отсутствует. Гриб легко культивируется в лабораторных условиях на твёрдых средах и является хорошим объектом для экспериментальных работ с грибами, особенно по морфогенезу плодовых тел, а также для генетических исследований.

В генетических исследованиях особенно широко используются виды близкого к сордарии рода нейроспора — *Neurospora.*

Среди паразитных видов сордариевых особую опасность представляет возбудитель корневой гнили виноградной лозы, плодовых деревьев, белой гнили шелковицы — розеллиния некатрикс — *Rosellinia necatrix* с конидиальной стадией *Demathophthora necatrix.*

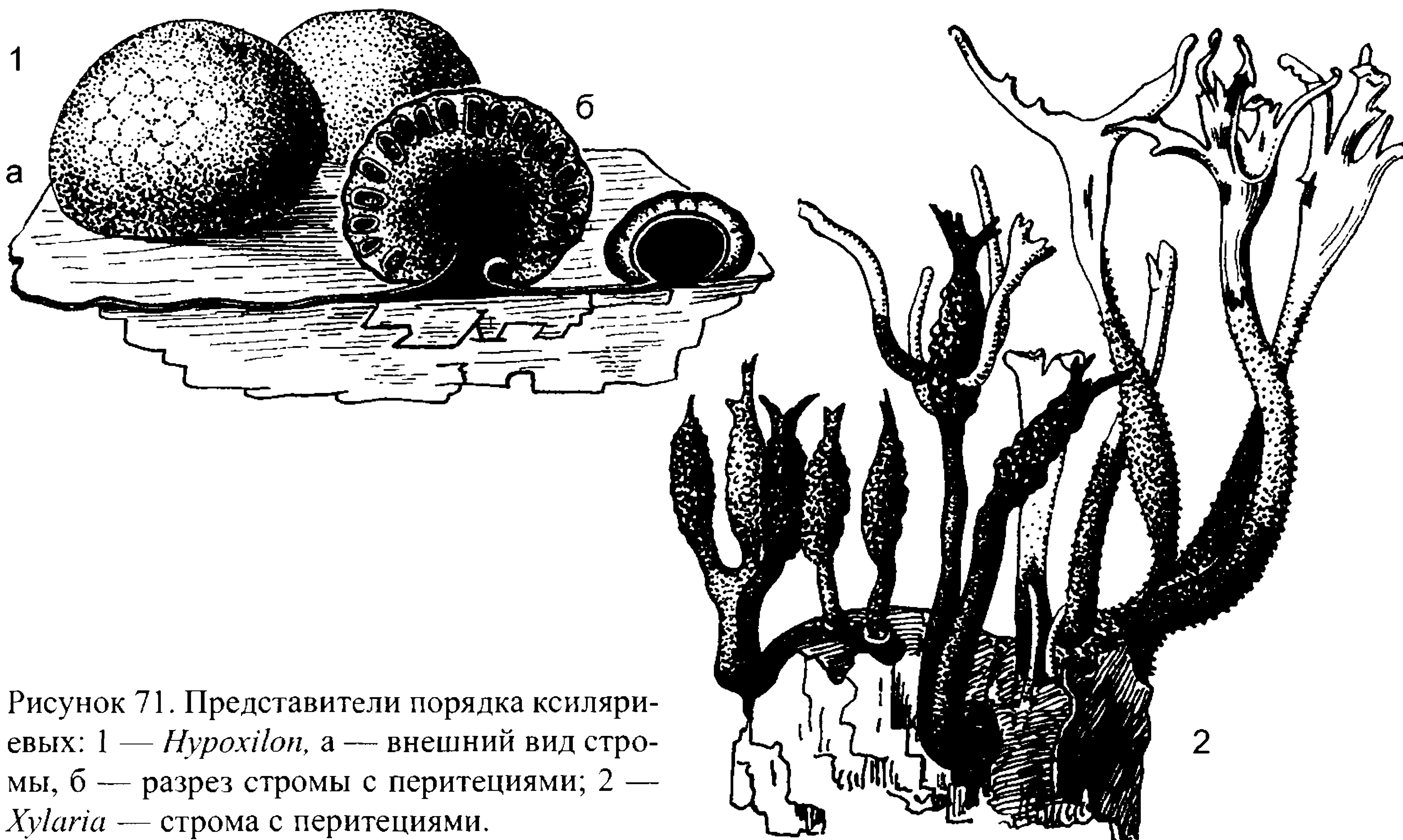


Рисунок 71. Представители порядка ксиляриевых: 1 — *Hypoxilon,* а — внешний вид стромы, б — разрез стромы с перитециями; 2 — *Xylaria* — строма с перитециями.

Порядок ксиляриевые — *Xylariales*

Перитеции погружены в сплетение мицелия — обычно тёмноокрашенную строму. Она может иметь форму шара (род гипоксилон — *Hypoxylon*), быть булавовидной или сильно разветвлённой в виде оленьих рогов — род ксилярия — *Xylaria* (рис. 71). Виды указанных родов растут как сапротрофы на древесине. Строма видов гипоксилон заметна в виде мелких, диаметром 0,5–1 см, буроватых или чёрных шариков на отмерших ветвях деревьев и кустарников. На разрезе видна её стерильная центральная часть и расположенные по периферии, погружённые в неё перитеции, отверстия которых находятся на поверхности стромы. Разветвлённые или булавовидные стромы рода ксилярия значительно крупнее и достигают в длину 5–8 см. У них имеется стерильная ножка, а перитеции расположены в верхней части стромы. Виды рода ксилярия преимущественно тропические. В умеренной зоне распространён вид *X. polymorpha*. На стромах обоих родов сначала развивается конидиальное спороношение, а затем уже — перитеции.

Порядок гипокрейные — *Hypocreales*

Для грибов порядка гипокрейных характерны перитеции с мягким и светло- или ярко окрашенным перидием (жёлтым, оранжевым, красным). Если перитеций погружён в строму, то и она имеет такую же мягкую консистенцию и светлую или яркую окраску.

В цикле развития гипокрейных, как правило, имеется конидиальная стадия, часто преобладающая по длительности над сумчатой. У многих паразитных видов конидиальная стадия развивается на живом растении–хозяине, а сумчатая — на уже отмерших его частях, т.е. в сапротрофных условиях.

Гипокрейные обитают как сапротрофы в почве, на древесине, других растительных остатках. Много среди них фитотопатогеннных видов, паразитирующих на высших растениях, в том числе и на важнейших сельскохозяйственных культурах.

Гипокрейные широко распространены почти во всех зонах земного шара, но особенно обильно представлены в умеренной зоне. Один из самых распространённых видов — нектрия киноварнокрасная (*Nectria cinnabarina*), чьи оранжево-розовые стромы в виде мелких, диаметром около 2 мм подушечек почти всегда можно найти на отмерших ветвях деревьев и кустарников. Этот сапротроф, однако, может развиваться и как паразит, когда его споры попадают в раны на ветвях деревьев. Весной и в течение лета на стромах развивается конидиальное спороношение гриба в виде слоя конидиеносцев с конидиями, которые распространяются каплями дождя. В конце лета и осенью по краям стром развиваются перитеции. В это время стромы приобретают тёмно-красную окраску (рис. 72).

Опасным паразитом является *N. galligena* с конидиальной стадией в виде пикнид (*Cylindrocarpon mali*), которая вызывает нектриевый или обыкновенный рак стволов плодовых деревьев. На стволах поражённых деревьев образуются наплывы и глубокие раны.

Другой практически важный род гибберелла (*Gibberella*) имеет мягкие кожистые перитеции буроватого цвета. *G. saubinettii* паразитирует на пшенице, ячмене, овсе, ржи, поражая колосья, где образуется розовый налёт конидиаль-

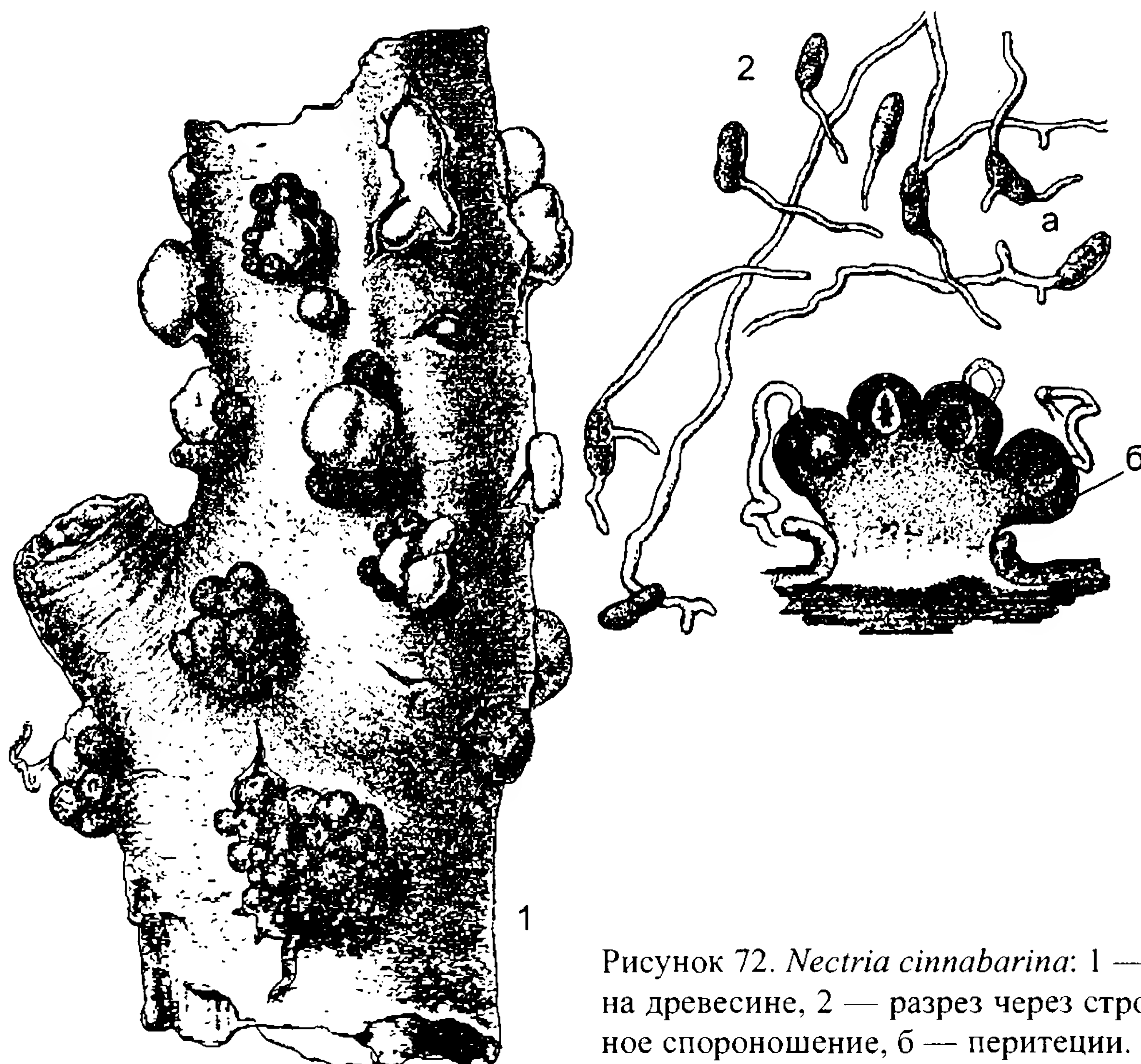


Рисунок 72. *Nectria cinnabarina*: 1 — внешний вид стром на древесине, 2 — разрез через строму: а — конидиальное спороношение, б — перитеции.

ного спороношения гриба *Fusarium graminearum* — откуда происходит и название болезни — фузариоз колосьев (рис. 156, *4*). Поражённое зерно содержит токсин гриба и, попав в пищу, вызывает отравление (так называемый "пьяный хлеб"). Развитию болезни способствуют условия повышенной влажности при созревании колосьев и хранении зерна. Этот же гриб вызывает гниение початков кукурузы. Еще один вид этого рода *G. fujikuroi* распространён преимущественно в тёплых районах умеренной зоны, а также в субтропиках и тропиках. Он обычно обитает в почве и является возбудителем болезни риса "бакане" или "болезни дурных побегов", особенно распространённой в Индии, Японии и других странах, где эта культура возделывается очень широко. У больных растений под воздействием гриба сильно вытягиваются междоузлия, а листья становятся узкими и длинными, за что это заболевание и получило своеобразное название. Такое изменение побегов риса вызывают ростовые вещества гиббереллины, образуемые этим грибом.

Порядок спорыньёвые, или клавицепсовые — *Clavicipitales*[1]

Для грибов этого порядка характерны перитеции, погружённые в мягкую светлоокрашенную строму и нитевидные аскоспоры в сумках.

[1] В последних системах сумчатых грибов (1995–2001) эту группу вновь включают в ранге семейства *Clavicipitaceae* в порядок *Hypocreales*.

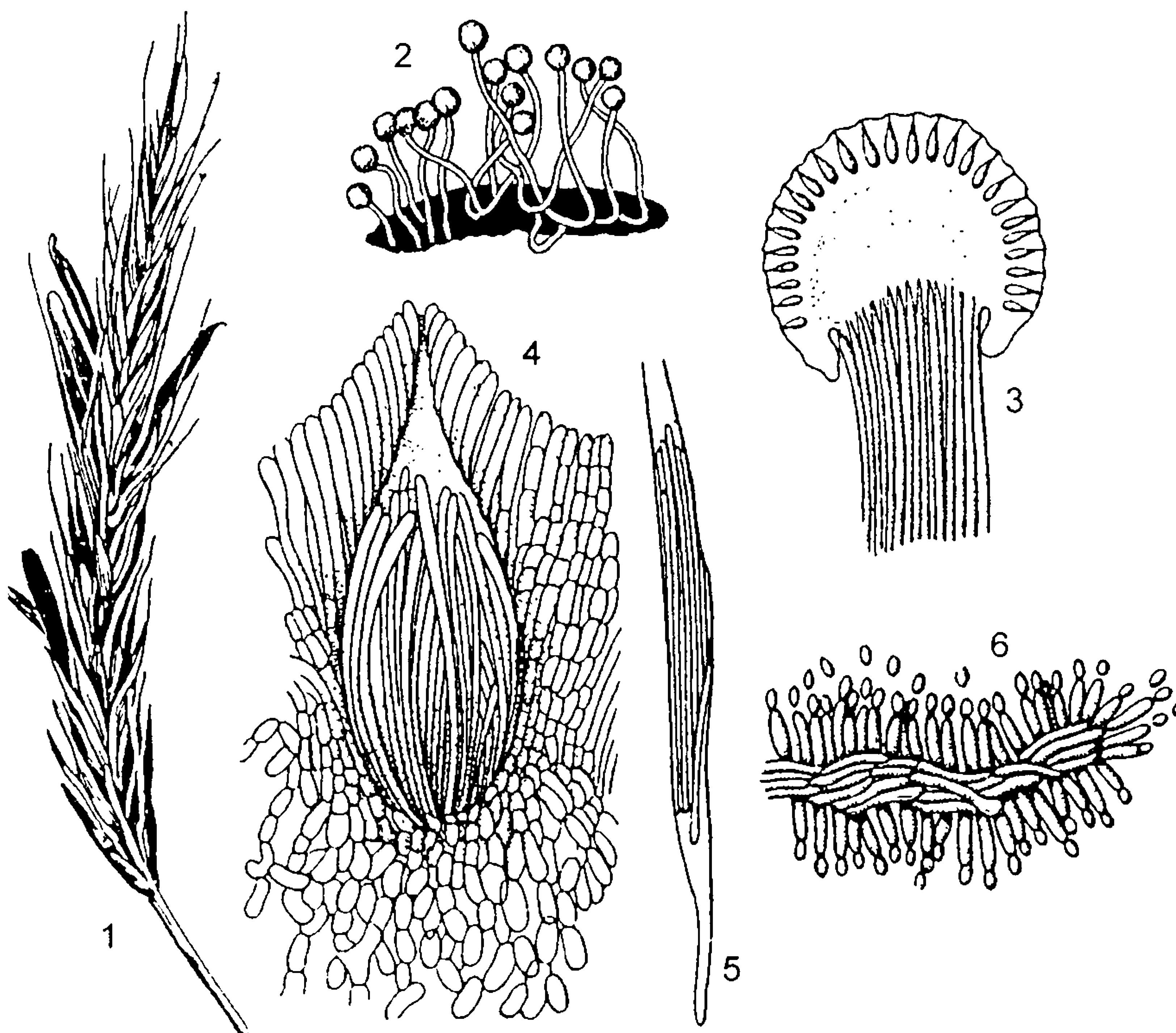


Рисунок 73. *Claviceps purpurea* — спорынья: 1 — колос ржи со склероциями, 2 — склероций, проросший головчатыми стромами, 3 — разрез стромы с перитециями, 4 — отдельный перитеций в строме, 5 — сумка с аскоспорами, 6 — конидиальная стадия "сфацелия".

Типичный представитель этого порядка род *Claviceps* с видом *C. purpurea* — возбудителем спорыньи злаков, особенно часто поражающем рожь. В колосе ржи образуются чёрно-фиолетовые рожковидные склероции, являющиеся зимующей стадией гриба. Зимуют они в почве или на ее поверхности среди растительных остатков, а весной прорастают в многочисленные жёлто-оранжевые головчатые стромы с погружёнными в них перитециями (рис. 73). Выброшенные из перитециев аскоспоры заражают злаки в период цветения. Попав на рыльце пестика, аскоспора прорастает, образуя сплетение мицелия, на котором развивается конидиальная стадия гриба — **сфацелия**, состоящая из слоя конидиеносцев, образующих большое количество конидий. Выделяющаяся здесь сахаристая жидкость "медвяная роса" привлекает насекомых, которые активно переносят конидии с колоса на колос. При высыхании "медвяной росы" конидии могут распространяться и ветром. Затем, после подсыхания и отмирания сфацелии, из пронизанной гифами гриба завязи, вновь формируется склероций.

Вредоносность спорыньи не столько в снижении урожая зерна злаков (оно может быть не очень значительным), сколько в том, что в склероциях спорыньи содержатся токсичные для человека и животных алкалоиды. Попав при обмолоте в зерно, а затем в муку и продукты из неё, алкалоиды могут вызвать заболевание "эрготизм", проявляющееся в виде судорог, от чего оно получило название "злые корчи". Есть и другие формы этого заболевания. Сейчас подобный токсикоз встречается у людей крайне редко, а алкалоиды спорыньи находят применение в медицине при лечении сердечно-сосудистых, нервных заболеваний и в

акушерско-гинекологической практике. Надо отметить, что в официальную медицину спорынья была введена ещё в начале XIX века.

Другой род порядка спорыньёвых — *Epichloe*. *E. typhina* — возбудитель чехловидной болезни злаков, при которой стромы с перитециями формируются вокруг стебля злака в виде обертки, особенно часто около влагалища листьев. Поражает в основном многолетние злаки, снижая продукцию семян при культуре кормовых трав.

Интересен род кордицепс (*Cordiceps*), виды которого паразитируют на членистоногих (пауках, насекомых). Один из распространённых видов этого рода *C. militaris* развивается на личинках и куколках бабочек. Обычно всё тело насекомого пронизывается гифами гриба и превращается целиком в склероций или точнее псевдосклероций. После перезимовки такой псевдосклероций, состоящий из гиф гриба и частично сохранившихся тканей хозяина, прорастает в жёлто-оранжевые головчатые стромы с погружёнными в них перитециями (рис. 74).



Рисунок 74. *Cordiceps*. Псевдосклероций в теле личинки бабочки, проросший стромами с перитециями.

Порядок лабульбениевые — *Laboulbeniales*

Это группа узкоспециализированных облигатных паразитов насекомых и клещей. Порядок включает около 1500 видов, распространённых преимущественно в тропиках и субтропиках. Мицелий обычно отсутствует. Вегетативное тело лабульбениевых — **рецептакул** — многоклеточное, из настоящей ткани. Форма рецептакула различна (рис. 75). Рецептакул расположен на поверхности тела насекомого, к наружным хитиновым покровам которого он прикрепляется особой ножкой. Лишь у некоторых видов эта клетка–ножка проникает через хитиновый покров и образует на конце лопастные выросты типа ризоидов. У немногих видов развиваются длинные ризоиды, глубоко проникающие в тело насекомого. На рецептакуле образуются антеридии и многоклеточные женские половые органы. В образовавшихся после полового процесса мелких перитециях формируются только аскоспоры, без парафиз и перифиз. Строение вегетативного тела и перитеция лабульбениевых столь своеобразны, что их иногда выделяют из группы пиреномицетов в самостоятельный класс сумчатых грибов[1].

[1] В ряде систем выделяют в самостоятельный класс *Laboulbeniomycetes* (Barr, 1983; Cavalier-Smith, 1998; Petersen, 2002).

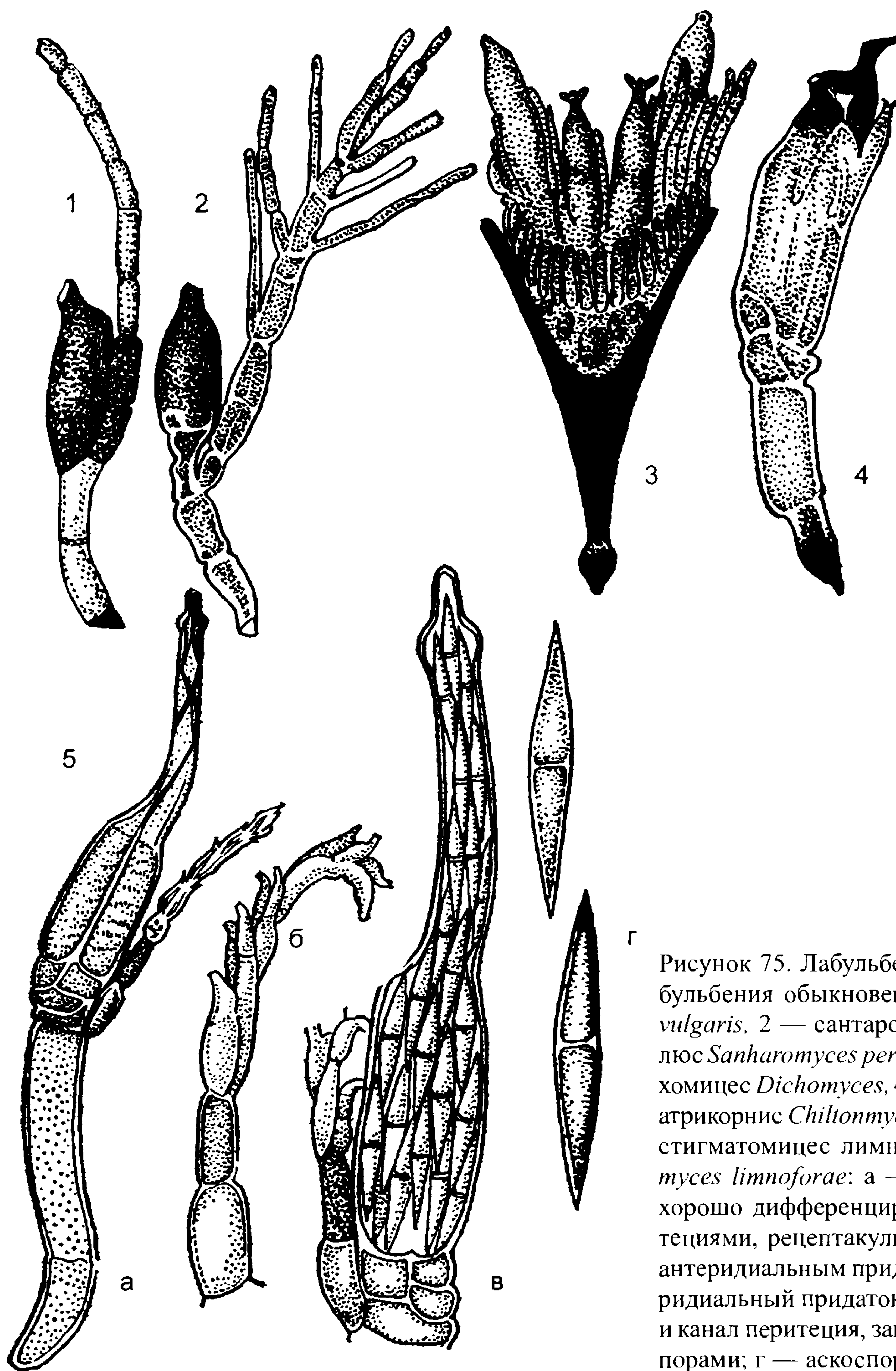


Рисунок 75. Лабульбениевые: 1 — лабульбения обыкновенная *Laboulbenia vulgaris*, 2 — сантаромицес пермаскулюс *Sanharomyces permasculus*, 3 — дихомицес *Dichomyces*, 4 — хитономицес атрикорнис *Chiltonmyces atricornis*; 5 — стигматомицес лимнофоре *Stigmatomyces limnoforae*: а — зрелая особь с хорошо дифференцированными перитециями, рецептакулюмом, каналом и антеридиальным придатком; б — антеридиальный придаток; в — основание и канал перитеция, заполненные аскоспорами; г — аскоспоры.

Дискомицеты

Плодовые тела — апотеции — мясистой или кожистой консистенции размером от 1 мм до 10 см. Сумки унитуникатные. Аскоспоры освобождаются активно, одновременно из многих сумок. Исключение составляет порядок трюфелевых (*Tuberales*) с подземными плодовыми телами. Сапротрофы, паразиты, микоризообразователи. Основные порядки: *Leotiales* (= *Helotiales*), *Pezizales*, *Rhytismatales*, *Tuberales*.

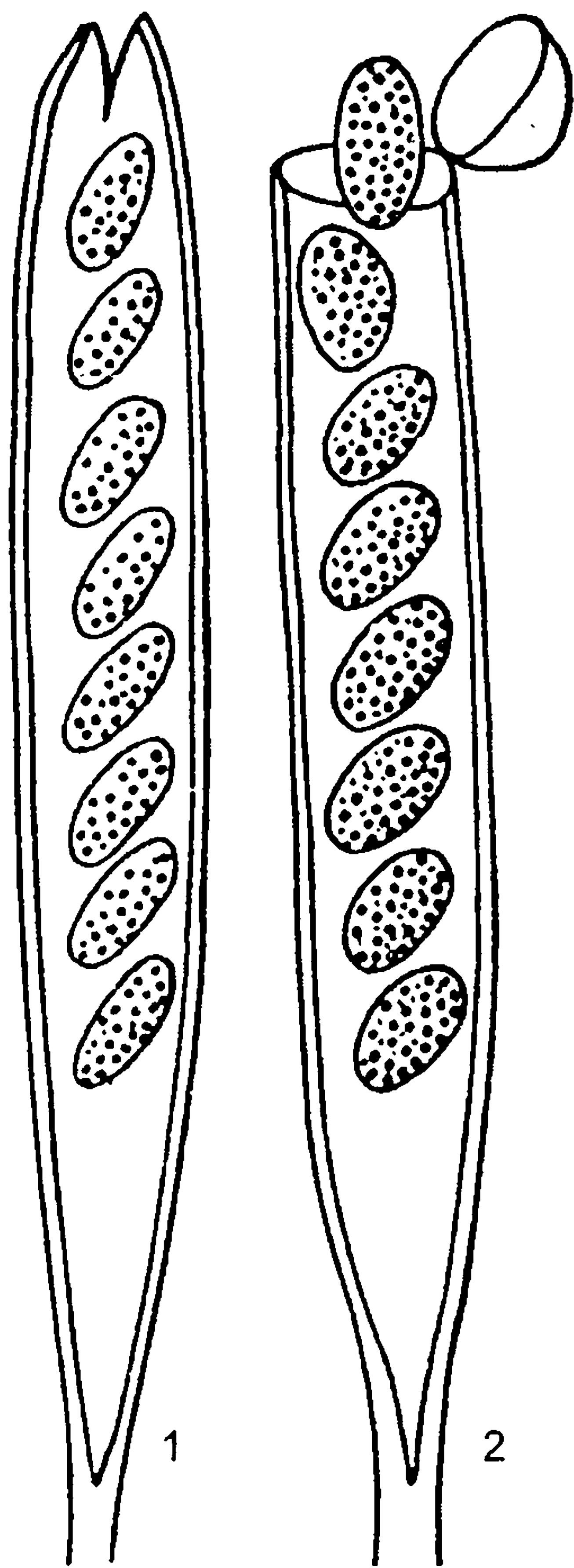


Рисунок 76. Типы вскрывания сумок у дискомицетов: 1 — щелью, 2 — крышечкой.

Порядок леоциевые (гелоциевые) — *Leotiales* (*Helotiales*)

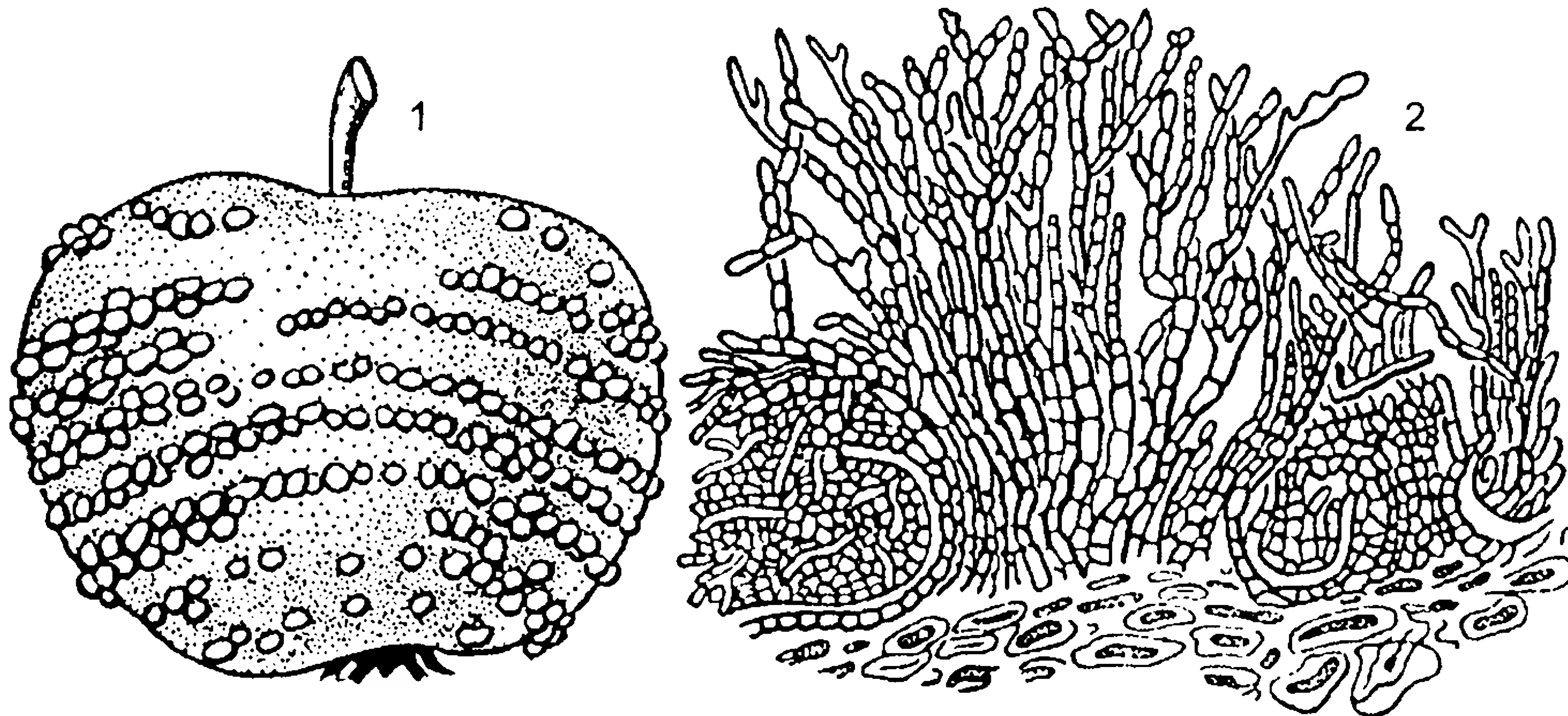
Для порядка характерны типичные хорошо развитые апотеции, образующиеся на поверхности субстрата, стромы или склероциев. Сумки при освобождении аскоспор вскрываются на вершине щелью (трещиной) (рис. 76).

К леоциевым относится наибольшее число паразитных дискомицетов. Среди них широко распространённые виды родов монилиния и склеротиния — *Monilinia* и *Sclerotinia* (= *Whetzelinia*), в цикле развития которых присутствуют склероции.

M. fructigena вызывает плодовую гниль яблок и груш. Зараженные плоды буреют и на них образу-



Рисунок 77. Плодовая гниль яблок *Monilinia fructigena*: 1 — пораженный плод яблони с конидиальным спороношением гриба, 2 — конидиальная стадия (увеличено), 3 — прорастание склероция в апотеций.



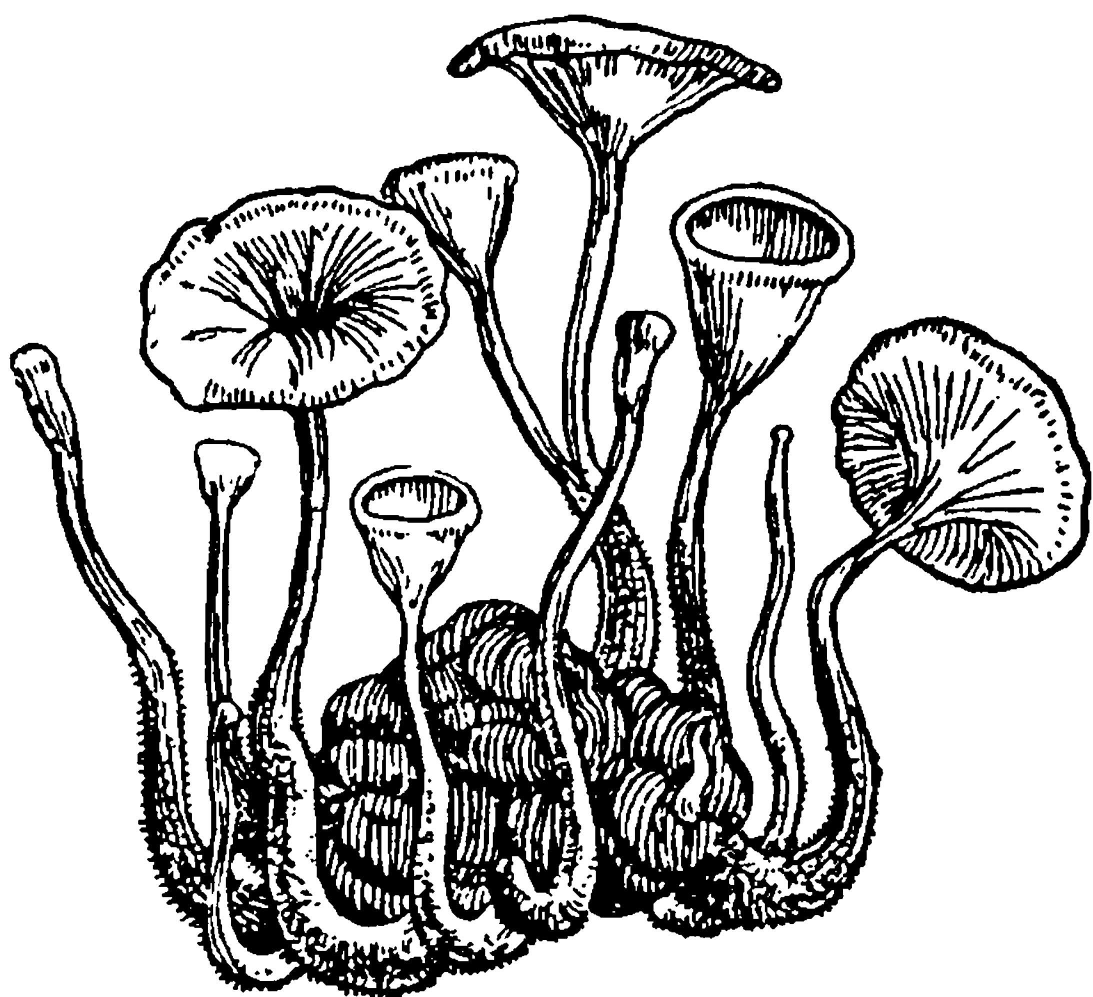


Рисунок 78. *Whetzelinia sclerotiorum* — возбудитель белой гнили: прорастание склероция в апотеции.

ются подушечки конидиального спороношения, часто располагающегося на поверхности поражённого плода концентрическими кругами (рис. 77). Конидии переносятся жуком–казаркой, который питается мякотью поражённых плодов. Обычно гриб заражает плоды с повреждённой кожицей. К осени пораженные плоды превращаются в склероций. Они становятся плотными, чёрными и зимуют на почве или оставаясь висеть на дереве. Весной и в начале лета они вновь покрываются подушечками конидиального спороношения и заражают плоды нового урожая. Апотеции образуются очень редко. В этом случае они вырастают из перезимовавшего склероция (рис. 77, *3*).

Sclerotinia (*Whetzelinia) sclerotiorum* вызывает белую гниль многих растений, в том числе и важнейших овощных культур, как при вегетации, так и при хранении, принося значительные потери сельскохозяйственной продукции. Гриб развивается при хранении на моркови, свекле, капусте, а из вегетирующих растений — на стеблях кукурузы, подсолнечника, томатов, табака и др. На поражённых частях растений сначала развивается обильный мицелий, а затем на нём формируются чёрные склероции различной, часто угловатой формы (рис. 8, *Б*). Склероции после периода покоя прорастают в апотеции (рис. 78). Конидиальная стадия у гриба отсутствует. Из вредоносных видов нужно отметить склеротинию злаковую *S. graminearum*, вызывающую склеротиниоз хлебных злаков, и склеротинию клеверную — *S. trifoliorum* — возбудителя клеверного рака, поражающего корневую шейку растений и вызывающего весной в отдельные годы гибель до 50 % растений в посевах клевера.

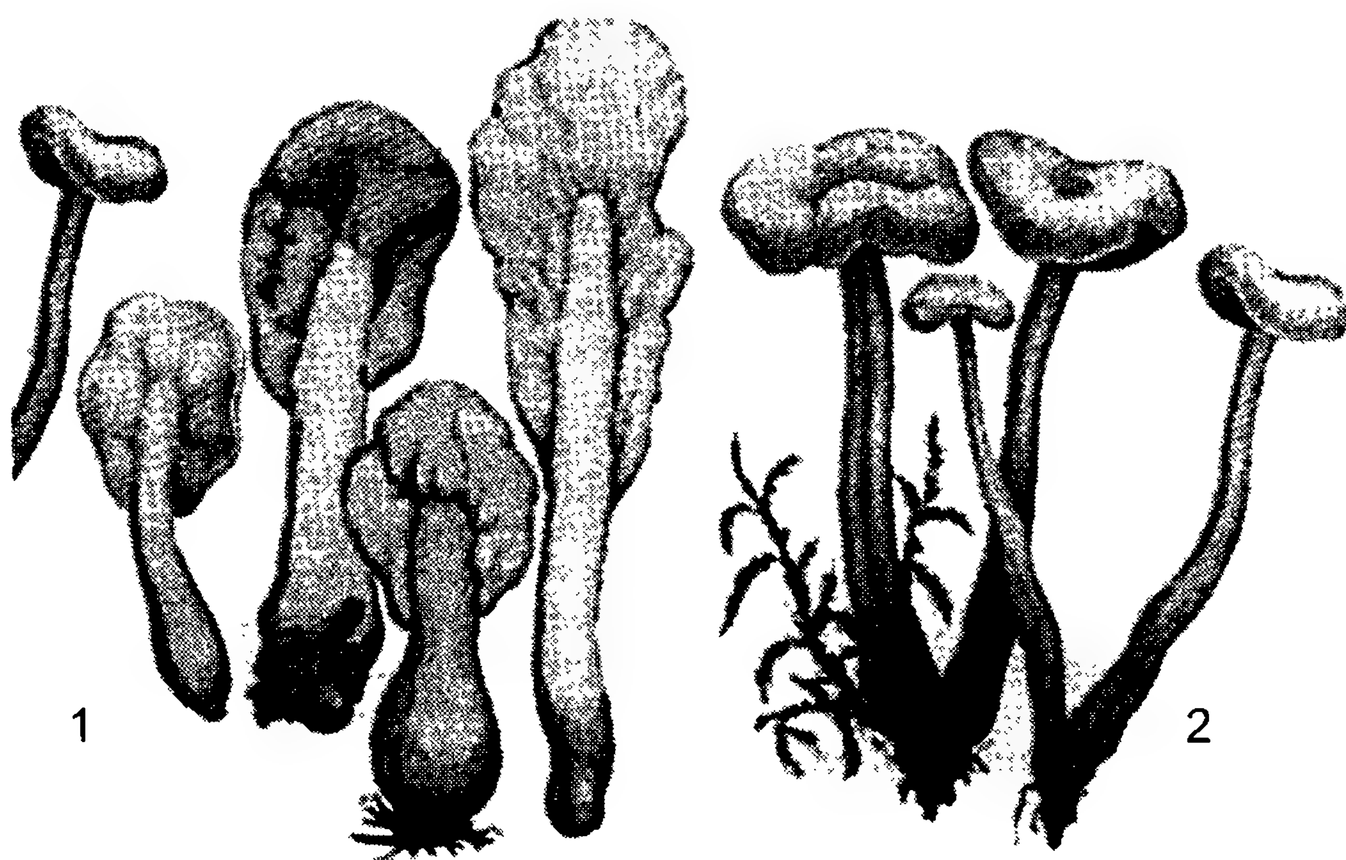


Рисунок 79. *Cudonia* (2) и *Sphathularia* (1).

Из сапротрофных леоциевых грибов с довольно крупными плодовыми телами на почве в хвойных лесах с июля по сентябрь можно встретить желтоватые апотеции кудонии закрученной — *Cudonia circinans*, состоящие из тонкой

ножки и волнистой шляпки с закрученным вниз краем. Её размеры: 6–8 см по высоте ножки и 1–3 см по диаметру шляпки. Другой напочвенный дискомицет из порядка леоциевых в тех же лесах — спатулярия желтоватая — (*Spatularia flavida*), появляющаяся в конце лета и осенью. Апотеций имеет форму лопаточки, высотой до 4–6 см и шириной в верхней части 1–2,5 см (рис. 79).

Порядок пециниевые — *Pezizales*

Апотеции типичные по строению: чашевидные, реже с выпуклой поверхностью или в виде складчатой шляпки на ножке, часто мясистые, светло или ярко окрашенные, реже коричневые или чёрные. Сумки при освобождении аскоспор вскрываются крышечкой. Преимущественно сапротрофы. Немногие паразиты растений.

Типичным сапротрофом, часто встречающимся на влажной почве в хвойных лесах, является пецица коричнево-каштановая (*Peziza badia*), которую можно найти летом и осенью. Её чашевидные коричневые апотеции образуются обычно группами, в которых могут быть плодовые тела от 1 до 6 см в диаметре (рис. 80). Ещё один вид этого порядка пецица (алеврия) оранжевая — *Peziza* (= *Aleuria*) *aurantia* — также часто встречается на почве, но преимущественно в лиственных и смешанных лесах. Её крупные чашевидные апотеции, 2–10 см в диаметре, также растут группами и хорошо заметны благодаря яркой оранжево-красной окраске. Появляется с начала лета и до осени. Гриб растёт на хорошо освещённых местах. Встречается пецица оранжевая также на лугах и на обочинах дорог.

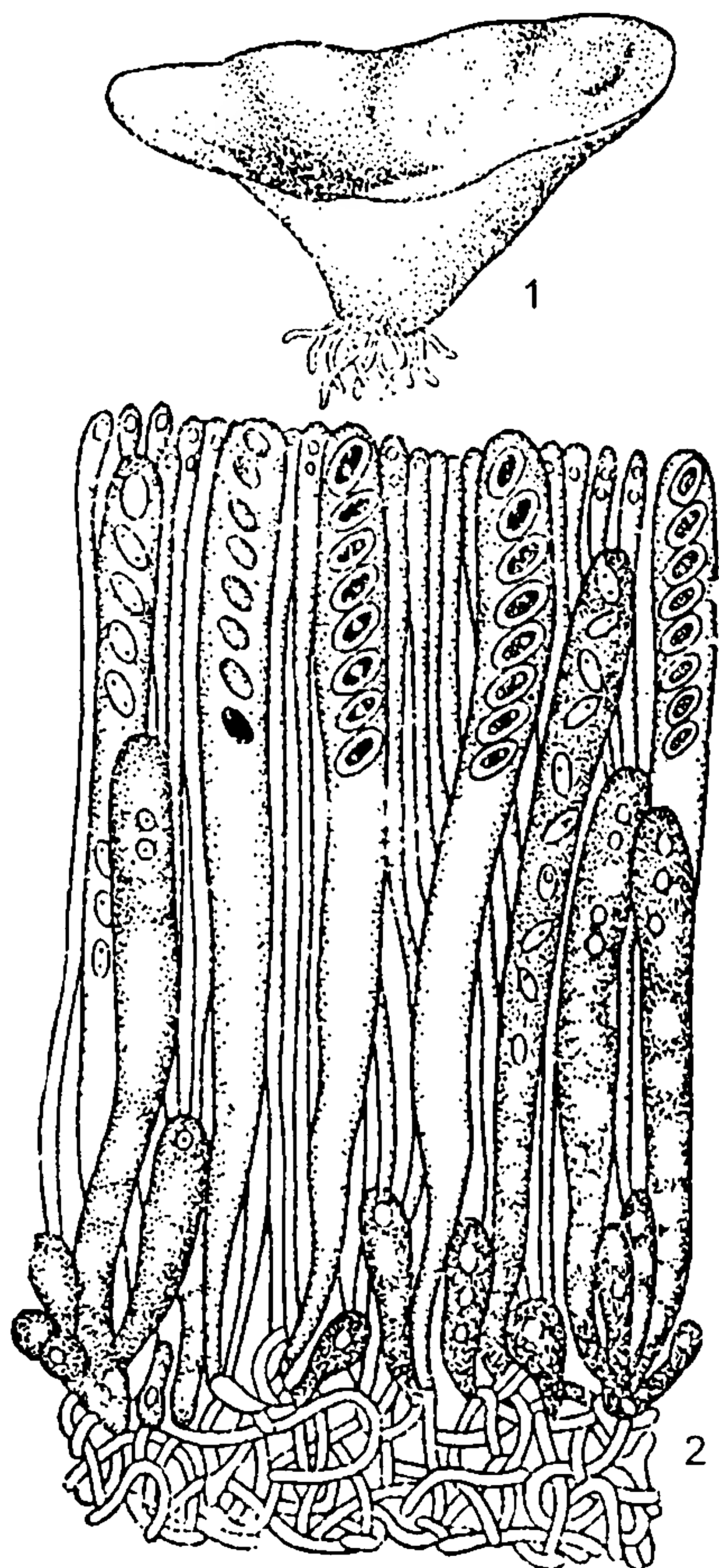


Рисунок 80. *Peziza badia*: 1 — апотеций, 2 — разрез через гимений (сумки с аскоспорами и парафизы).

К порядку пециниевых относятся и сморчковые грибы, представляющие в пределах порядка отдельные семейства — *Morchellaceae*, *Discinaceae* и *Helvellaceae* (рис. 81). Их апотеций состоит из стерильной ножки и шляпки со складчатой или морщинистой поверхностью, покрытой гимением. Все сморчковые — почвенные сапротрофы.

Род сморчок — *Morchella* (семейство *Morchellaceae*). Шляпка правильных очертаний: яйцевидная, коническая, на ней имеются складки, как продольные, так и поперечные, от пересечения которых образуются довольно правильные ячейки. Их углубления покрыты гимением, а рёбра ячеек остаются стерильными. Ножка полая и края шляпки срастаются с ножкой. В хвойных и

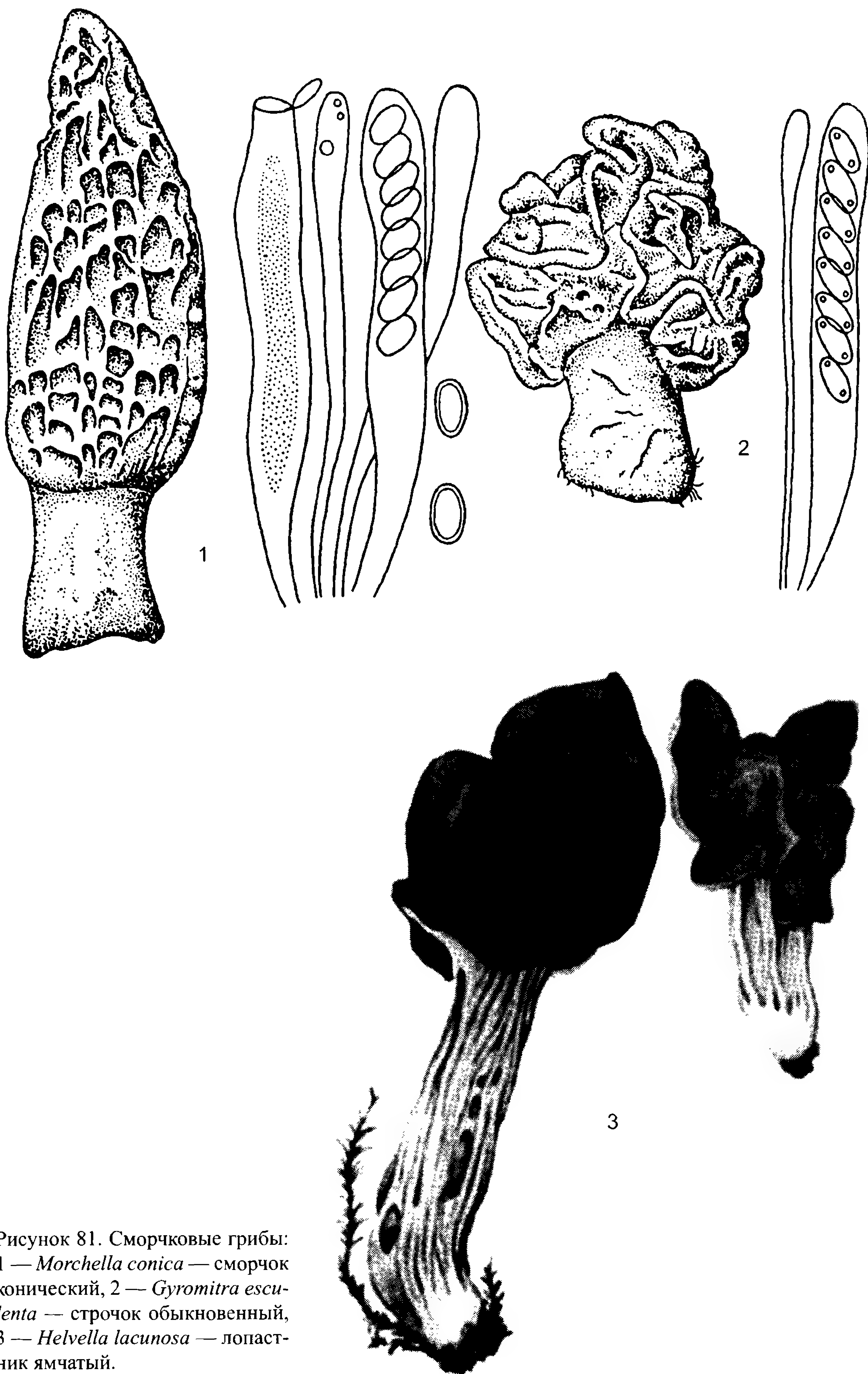


Рисунок 81. Сморчковые грибы: 1 — *Morchella conica* — сморчок конический, 2 — *Gyromitra esculenta* — строчок обыкновенный, 3 — *Helvella lacunosa* — лопастник ямчатый.

смешанных лесах широко распространён сморчок конический — *M. conica* обычно появляется в апреле–мае (рис. 81, *1*).

У рода строчок — *Gyromitra* (семейство *Discinaceae*) шляпка неправильной формы, с беспорядочно расположенными складками, придающими её поверхности мозговидную структуру. Ножка толстая, также неправильной формы, иногда бороздчатая или складчатая. Широко распространён строчок обыкновенный *G. esculenta* — обычно появляющийся в апреле–мае, в хвойных и, особенно в сосновых лесах на песчаной почве (рис. 81, *2*). Строчок осенний — *G. infula* плодоносит поздно — в сентябре–октябре.

Большинство сморчковых грибов появляется именно весной и лишь виды рода лопастник — *Helvella* (семейство *Helvellaceae*), у которых шляпка состоит из пересекающихся лопастей с гладкой поверхностью, появляются летом или осенью, например лопастники — ямчатый (*H. lacunosa*) и курчавый (*H. crispa*) (рис. 81, *3*).

Сморчковые грибы условно съедобны, поэтому перед употреблением в пищу их требуется прокипятить, а воду слить.

Порядок ритизмовые — *Rhytismatales*

Небольшая группа паразитов на листьях и стеблях растений или сапротрофов на растительном опаде, где они образуют чёрные пятна. Апотеции обычно погружены в субстрат или строму и долго остаются прикрытыми сплетением мицелия; они округлые или линейные и нетипичные по строению. Гифы гриба распространяются в субстрате и сплетаются в плоское ложе, на поверхности которого формируется гимений. Он долго остаётся закрытым и открывается при созревании сумок вследствие разрыва прикрывающего его слоя лопастями или щелью. Сумки вскрываются щелью.

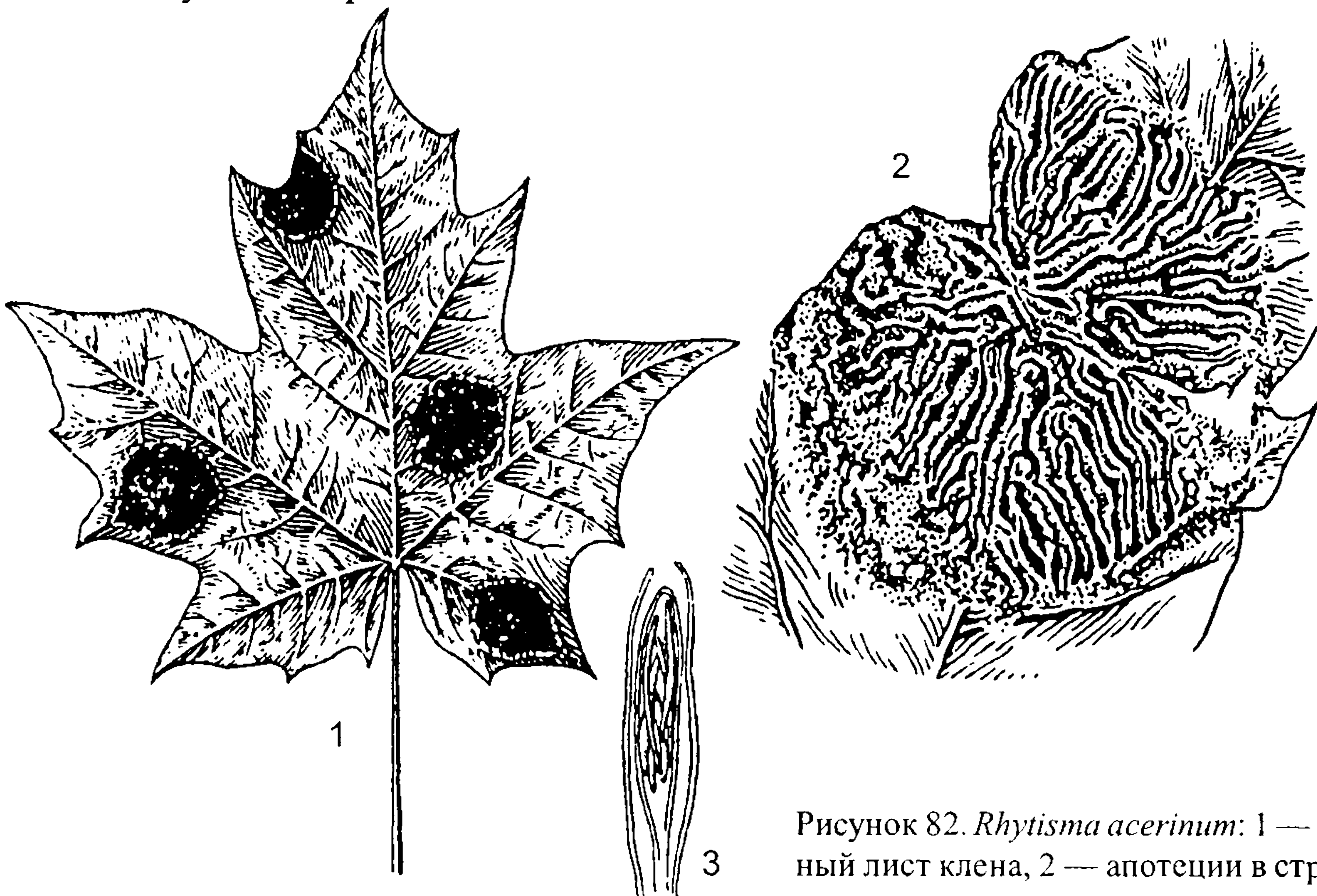


Рисунок 82. *Rhytisma acerinum*: 1 — пораженный лист клена, 2 — апотеции в строме, 3 — сумка с аскоспорами.

Широко распространён вид *Rhytisma acerinum*, вызывающий образование чёрных блестящих пятен на листьях клёна. Эти пятна являются стромами гриба, в которых после опадения листьев формируются апотеции (рис. 82). Другой вид *Lophodermium pinastri* — возбудитель заболевания обыкновенное шютте сосны поражает хвою сосен, вызывая её опад. Особенно вредоносен и опасен в питомниках, где заражает молодые восприимчивые к заболеванию сеянцы, вызывая их массовую гибель. Гриб *Coccomyces hiemalis* с конидиальной стадией *Cylindrosporium hiemale* вызывает коккомикоз косточковых, выражающийся в развитии пятнистостей и усыхании листьев вишни и сливы.

Порядок трюфелевые — *Tuberales*[1]

Виды трюфелевых образуют крупные клубневидные подземные плодовые тела, замкнутые в зрелом состоянии. Однако в начальной стадии развития они открытые, блюдцевидные, что позволяет рассматривать их как нетипичные апотеции. Замкнутая форма плодового тела трюфелевых связана с их формированием в почве. Снаружи плодовые тела трюфелевых одеты чёрно-бурой многослойной оболочкой — перидием. Сумки располагаются в плодовых телах среди сплетения мицелия слоем или чаще гнёздами (рис. 83). Освобождение сумок и аскоспор происходит пассивно, после разрушения перидия и оболочек сумок.

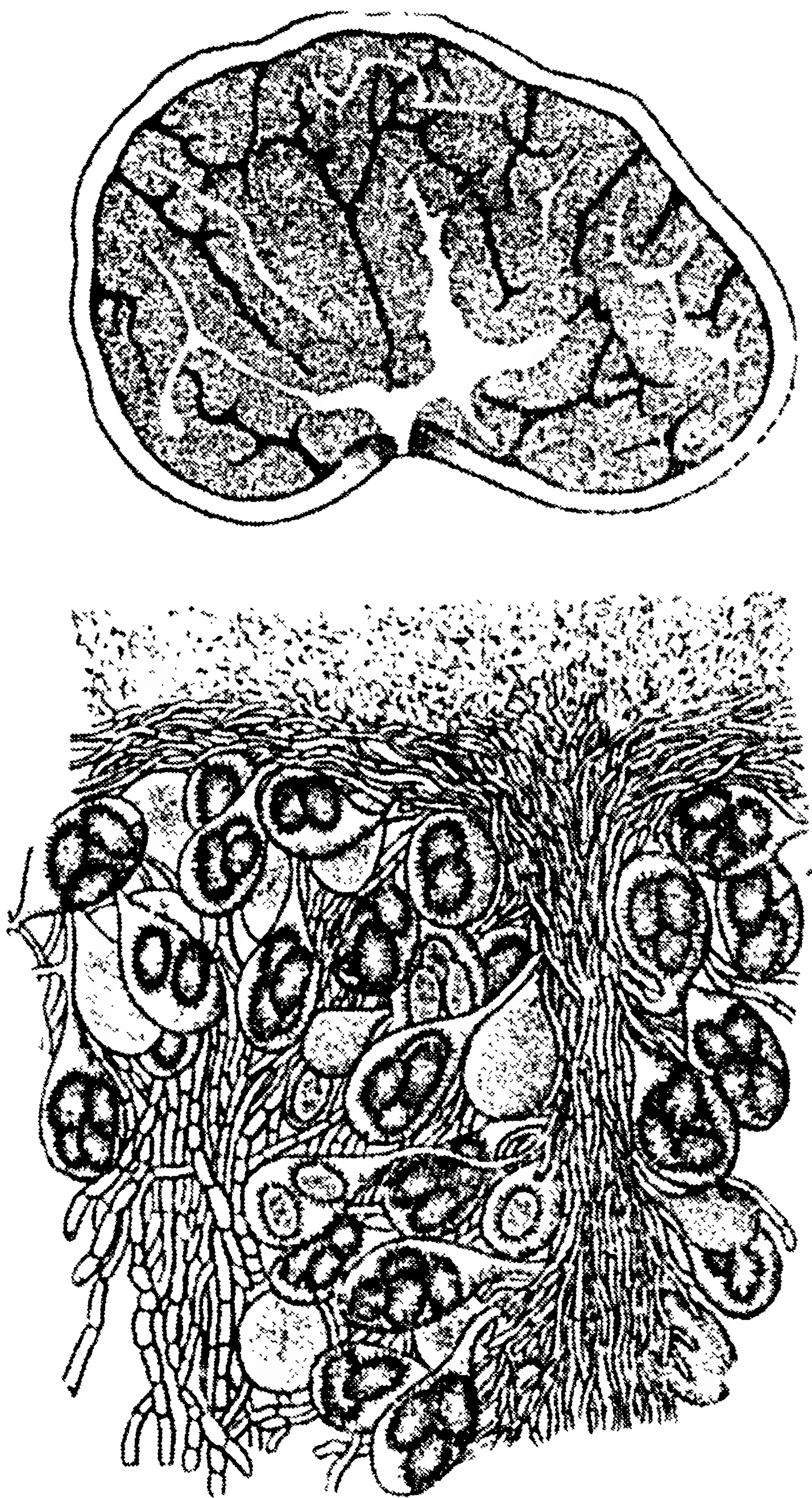


Рисунок 83. Разрез плодового тела трюфеля белого — *Choiromyces*.

Трюфелевые — облигатные микоризообразователи. Размеры их плодовых тел колеблются от 1 до 10 см в диаметре. Многие виды съедобны. Но ввести их в культуру не удаётся, так как все трюфелевые обязательно должны сформировать микоризу с древесными растениями. Наиболее ценен по вкусовым качествам чёрный или французский трюфель (*Tuber melanosporum*), произрастающий на юге Франции на известковой, щебнистой почве. Гриб образует микоризу с дубом, буком, грабом. Он столь высоко ценим за вкус и сильный аромат, что на юге Франции его искусственно разводят в специально посаженных для этого дубовых рощах (рис. 84).

[1] В последних системах сумчатых грибов (1995–2001 гг.) этот порядок включают в ранге семейства *Tuberaceae* в порядок *Pezizales* (Dictionary of the Fungi, 1995, 2001; Petersen, 2002).

На территории нашей страны — на Черноморском побережье Кавказа, а также на Украине — в Крыму встречаются летний трюфель (*T. aestivum*) и зимний трюфель — (*T. brumale*), образующие микоризу с теми же древесными породами. Однако, по вкусовым качествам они значительно уступают чёрному трюфелю.

В средней полосе Европейской части России встречается белый трюфель, относящийся к другому роду — *Choiromyces venosus*. Он образует микоризу с берёзой, осиной и некоторыми другими деревьями. Гриб съедобен, но невысокого качества.



Рисунок 84. *Tuber melanosporum* — черный или французский трюфель.

Класс локулоаскомицеты — *Loculoascomycetes* (= *Dothideomycetes*)

Сумки образуются из аскогенных гиф в особых полостях — локулах, возникающих в сплетении мицелия — аскостроме, или псевдотеции. Оболочки сумок битуникатные, т е. двуслойные, в каждой локуле может быть по одной или по нескольку сумок, локулы в строме отделены друг от друга участками межсумочной плектенхимы. У многих видов она разрушается, оставляя только нитевидные псевдопарафизы (рис. 85). Зрелые псевдотеции многих локулоаскомицетов по форме могут быть сходны с плодовыми телами плодосумчатых: клейстотециями, перитециями и апотециями. Основные порядки: *Myriangiales, Dothideales, Pleosporales.*

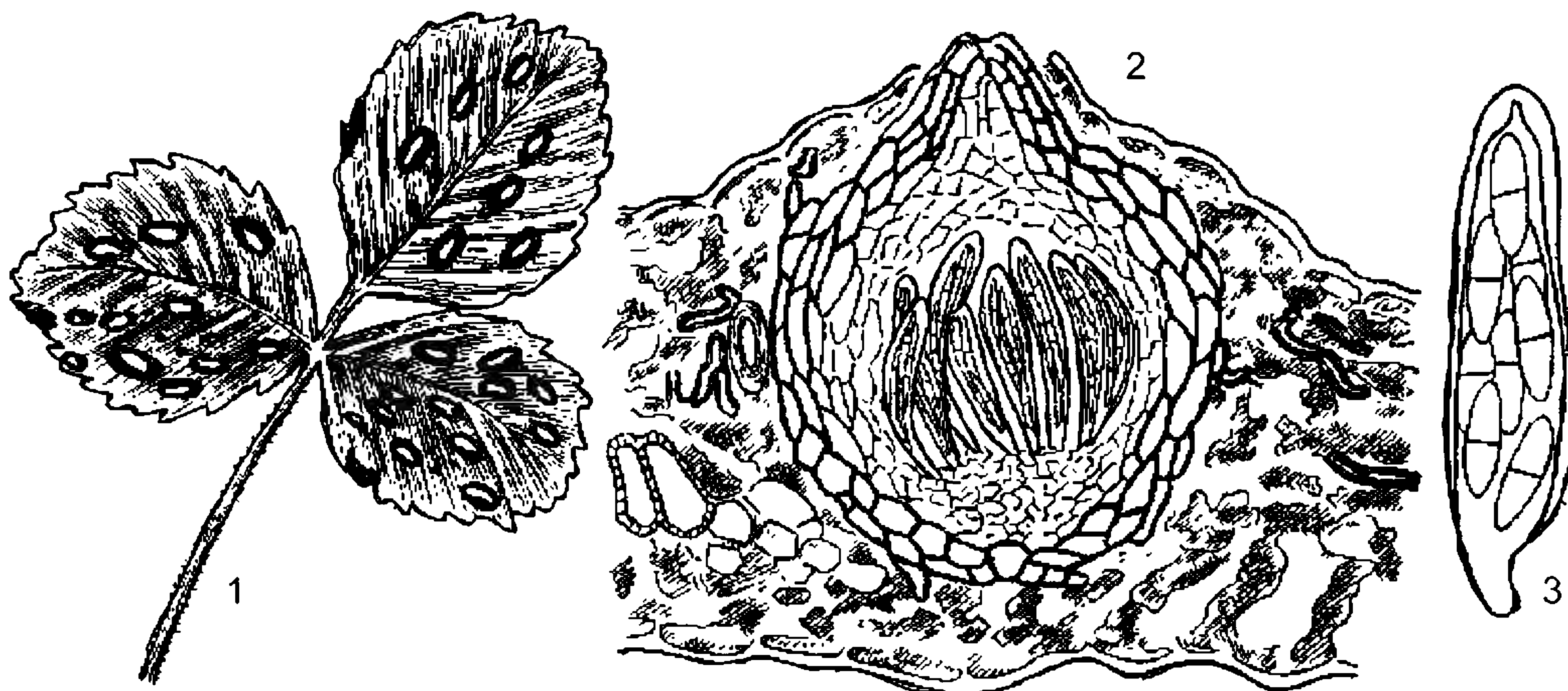


Рисунок 85. *Mycosphaerella fragariae*: 1 — пораженный лист земляники, 2 — псевдотеций, 3 — сумка с аскоспорами.

Порядок Мириангиевые — *Myriangiales*

Аскостромы шаровидные с беспорядочно расположенными в них односумочными локулами. Сумки округлые, Мирианговые паразиты высших растений и насекомых. Распространены преимущественно в тропиках и субтропиках. К порядку мириангиевых относятся род эльсиное (*Elsinoe*). Виды этого рода являются возбудителями многих болезней сельскохозяйственных растений. *E. veneta* вызывает антракноз малины, проявляющийся в образовании на листьях и молодых побегах серых пятен с пурпурной каймой. На живых растениях развивается конидиальная стадия *Gloeosporium venetum* (рис. 156, *б*), а аскостромы развиваются на некротизированных частях стеблей и листьев растений. *E. ampelina* вызывает антракноз винограда, а *E. fawsetii* — паршу цитрусовых.

Порядок дотидейные — *Dothideales*

Овальные или булавовидные сумки располагаются в локулах пучком или слоем. Аскостромы обычно хорошо развиты, шаровидные тёмно окрашенные. Сапротрофы на растительных остатках или паразиты высших растений. Для паразитных видов характерно развитие аскостром на опавшей листве, на месте конидиальных спороношений, развивавшихся на живом растении-хозяине.

Род гигнардия (*Guignardia*). Включает важный в хозяйственном отношении вид *G. bidwellii* — паразит винограда, вызывающий распространённое заболевание, известное под названием "чёрная гниль". Развиваясь на ягодах, листьях и молодых побегах виноградной лозы гриб образует резко очерченные пятна мертвой ткани. На них развивается конидиальное спороношение гриба *Phoma uvicola* в виде чёрных пикнид (рис. 159, *1*). Поражённые ягоды сморщиваются и чернеют. На отмерших листьях и ягодах после перезимовки в полостях бывших пикнид образуются сумки с аскоспорами. Псевдопарафизы отсутствуют.

Обширный род микосферелла[1] (*Mycosphaerella*) включает более 1000 видов. *M. sentina* вызывает белую пятнистость листьев груши, *M. fragariae* — белую пятнистость листьев земляники. Особенно значительный вред приносит гриб *M. linorum*, вызывающий заболевание "пасмо льна". На поражённых листьях и стеблях появляются желтовато-зелёные, позднее буреющие пятна отмирающей ткани. При поражении льна пасмо снижается качество волокна и уменьшается урожай семян. Волокно становится непрочным, ломким. На живых растениях развивается конидиальная стадия гриба *Septoria linorun* в виде пикнид, а на засохших стеблях льна образуются аскостромы. На территории России сумчатая стадия гриба пока не обнаружена. Заболевание передается с семенами. Кроме того, инфекция сохраняется и на послеуборочных остатках растений.

[1] Выделяют в самостоятельный порядок микосферелловые *Mycosphaerellales* (девятое издание "Dictinary of the Fungi", 2001).

Порядок плеоспоровые — *Pleosporales*

Аскостромы шаровидные или слегка приплюснутые, часто перитециевидные, тёмно окрашенные. В локулах развиваются несколько сумок, расположенных слоем и псевдопарафизы. Сумки цилиндрические. Аскоспоры с перегородками. Сапротрофы на растительных остатках и паразиты высших растений.

Среди паразитных видов большое практическое значение имеют виды рода вентурия (*Venturia*). *V. inaequalis* с конидиальной стадией *Fusicladium dendriticum* вызывает паршу яблони, а *V. pirina* с конидиальной стадией — *F. pirinum* — паршу груши. Эти грибы поражают листья, плоды и молодые побеги яблони и груши, на которых образуются пятна с бархатистым налётом конидий. Парша снижает урожай и качество плодов, угнетает рост и развитие деревьев, ослабляет их (рис. 86).

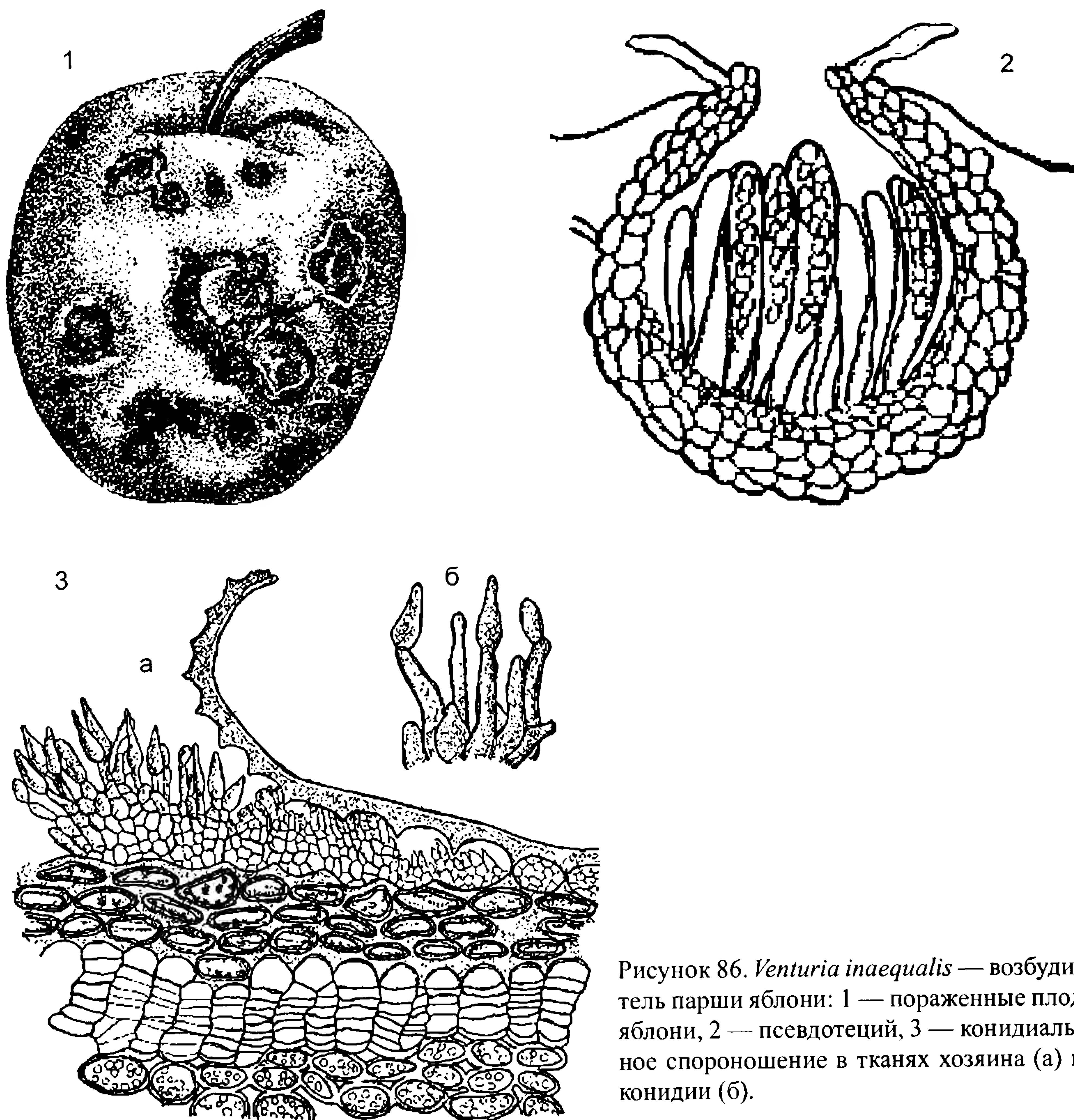


Рисунок 86. *Venturia inaequalis* — возбудитель парши яблони: 1 — пораженные плод яблони, 2 — псевдотеций, 3 — конидиальное спороношение в тканях хозяина (а) и конидии (б).

Отдел Базидиомикота — *Basidiomycota*

Базидиомикота — грибы с клеточным мицелием, объединяющие около 30 тыс. видов. Клеточная стенка состоит из хитина и глюканов, у некоторых — маннана, обычно ламеллярная, многослойная и электроннопроницаемая. Кроме типичного клеточного мицелия у некоторых групп видов встречается дрожжеподобная стадия. Для большинства базидиомикота характерна особая **долипоровая** клеточная перегородка (септа), имеющая трубчатое расширение у поры. Пора с обеих сторон прикрыта **поровыми колпачками** или **парентосомами** (рис. 6). Виды, не образующие телеоморф (базидий), но имеющие мицелий с пряжками и долипоровыми септами, включаются в этот отдел. Половое спороношение — экзогенные базидиоспоры, сидящие на особых образованиях базидиях (**мейоспорангиях**), возникающих а результате полового процесса (рис. 87, 88).

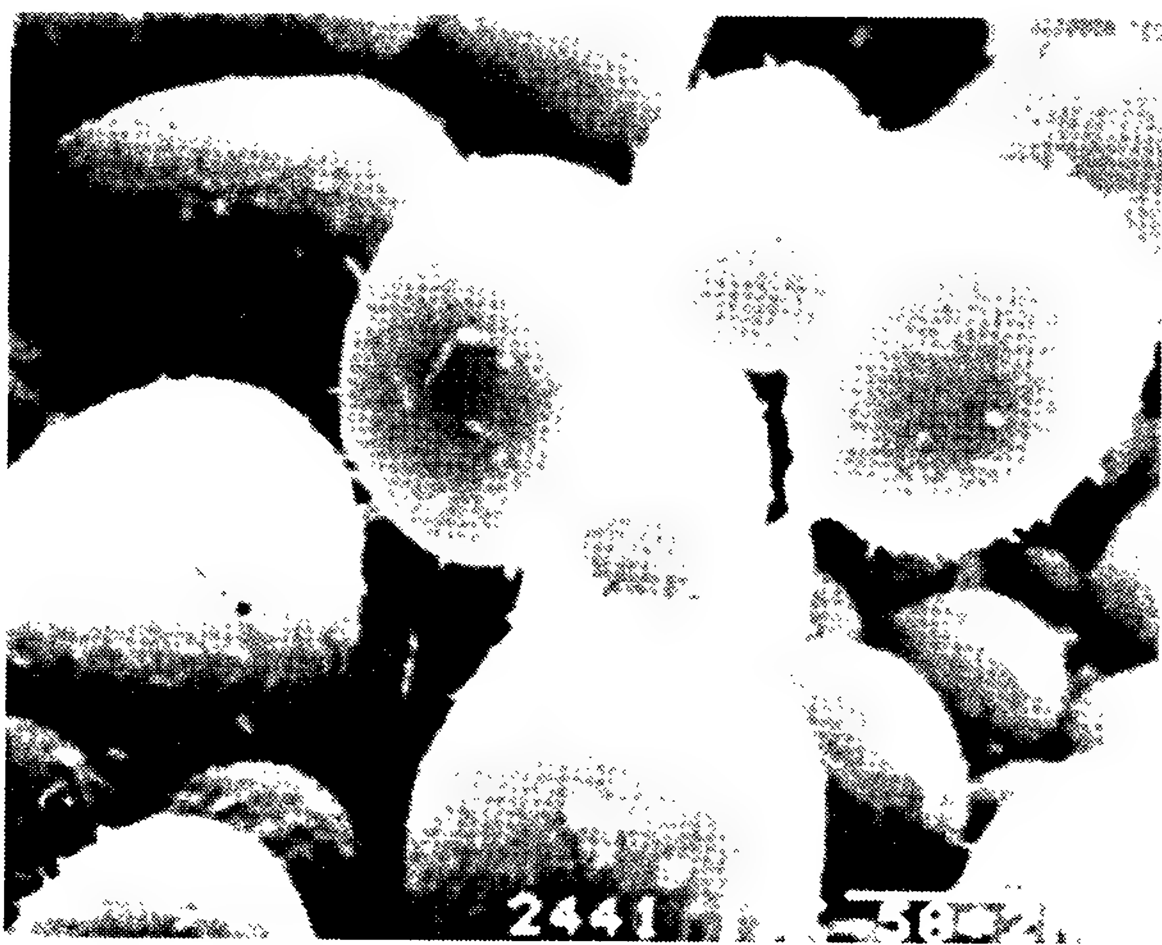


Рисунок 87. Базидия с базидиоспорами шампиньона двуспорового (фото СЭМ): увел. х 6000.

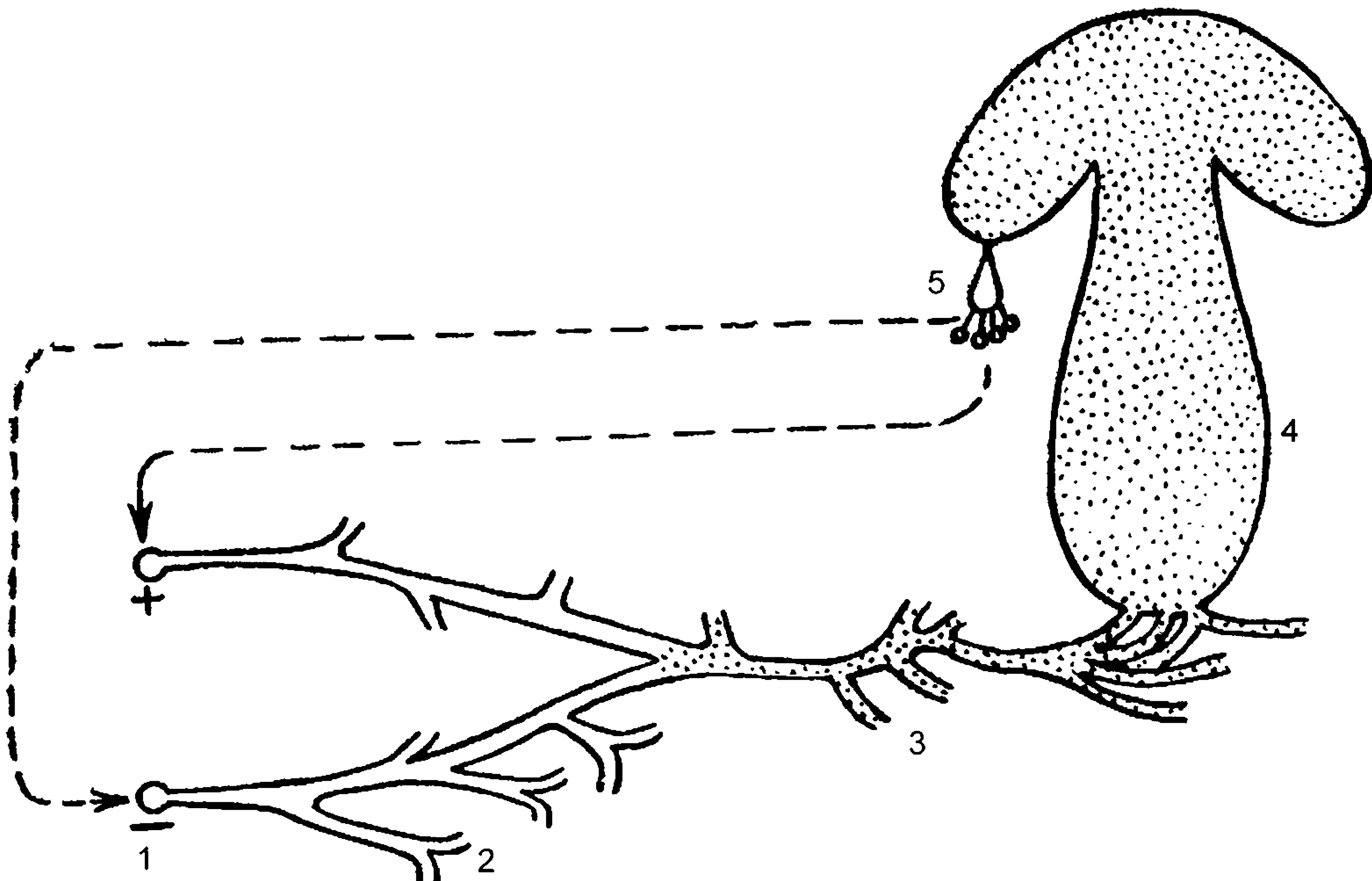


Рисунок 88. Цикл развития шляпочного гриба: 1 — базидиоспоры; 2 — гаплоидный мицелий; 3 — дикариотичный мицелий; 4 — плодовое тело из дикариотичного мицелия; 5 — базидия с базидиоспорами.

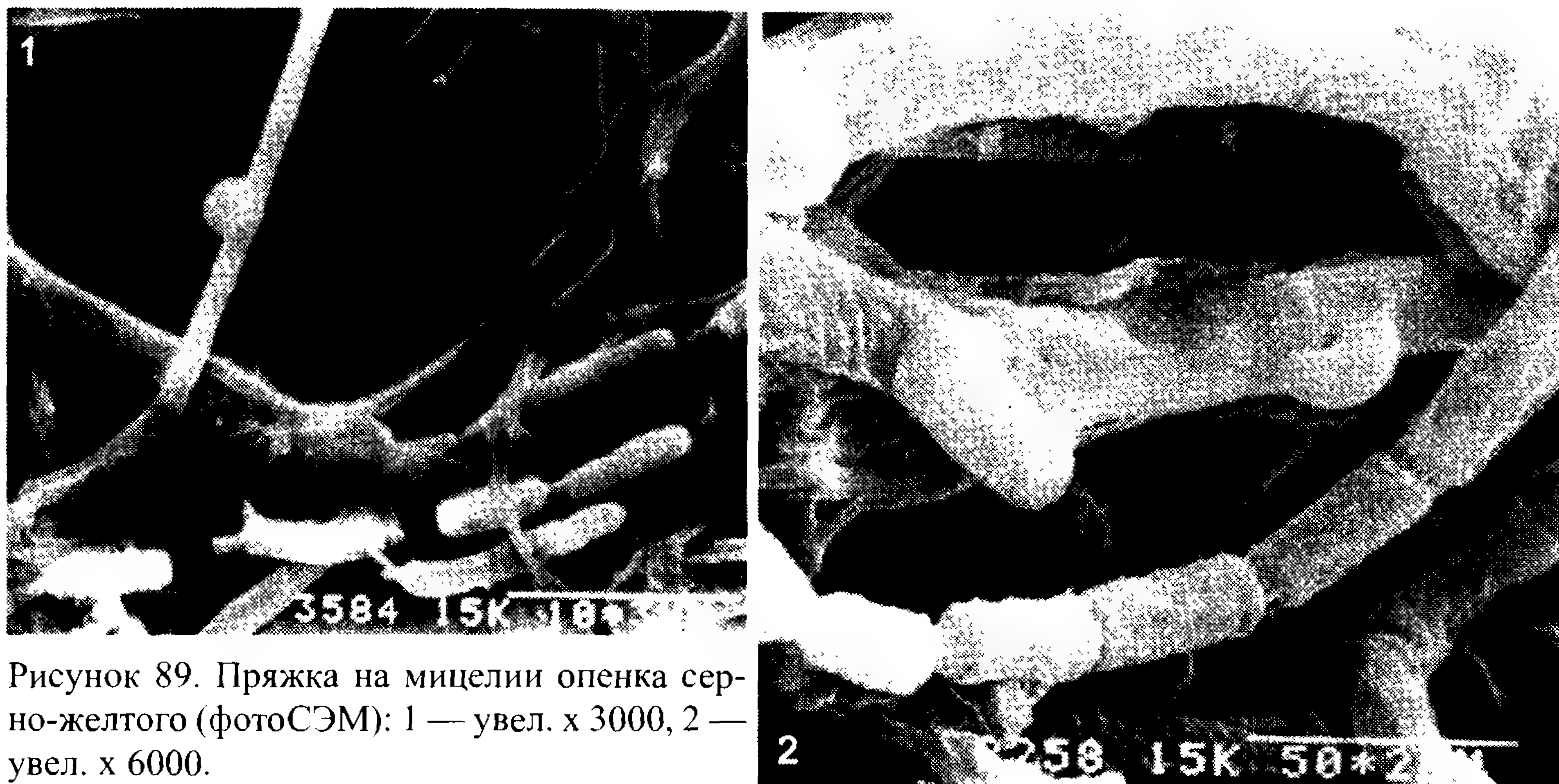


Рисунок 89. Пряжка на мицелии опенка серно-желтого (фотоСЭМ): 1 — увел. х 3000, 2 — увел. х 6000.

Половых органов у базидиальных грибов не образуется. Половой процесс, в основном соматогамия, осуществляется путём слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор. У гомоталличных видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталличных, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков “+” и “–” (рис. 88, *1*). При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары — дикарионы, которые затем синхронно делятся. Такой дикариотичный мицелий базидиальных грибов может существовать длительное время, пронизывая субстрат: почву, древесину, стебли и листья растений-хозяев у фитопатогенных видов. Многолетний мицелий характерен для трутовиков, растущих на деревьях, для многих шляпочных грибов: почвенных или подстилочных сапротрофов, для микоризных грибов. Из дикариотичного же мицелия сложены и плодовые тела базидиальных грибов, например многочисленные трутовики или шляпочные грибы (рис. 88, *4*).

У большинства видов базидиальных грибов дикариотичный мицелий имеет **пряжки** — особые клетки, находящиеся у поперечных перегородок клеток мицелия (рис. 89). Пряжка гомологична крючку аскогенной гифы и выполняет ту же функцию, восстанавливая двуядерность клетки, от которой отделилась материнская клетка базидии.

Базидии образуются на концах дикариотичных гиф из двуядерных клеток следующим образом. У перегородки, отделяющей апикальную клетку дикариотичной гифы, начинает формироваться пряжка в виде небольшого бокового выроста (рис. 90, *1–3*). Вскоре после этого одновременно делится пара ядер дикариона, причем оси веретён деления лежат на одном уровне вдоль клетки (рис. 90, *3*). В результате деления в клетке образуются четыре ядра. Сама клетка также делится, и одна пара несестринских ядер остаётся в верхней, материнской клетке — базидии. В дальнейшем эти ядра сливаются, и диплоидное ядро делится редукционно. Сама клетка обычно вытягивается, образуя базидию (рис. 90, *5–9*). На её вершине формируются выросты — стеригмы, которые, вздуваясь на конце, развиваются в базидиоспоры (рис. 90, *9–10*). В каждую базидиоспору

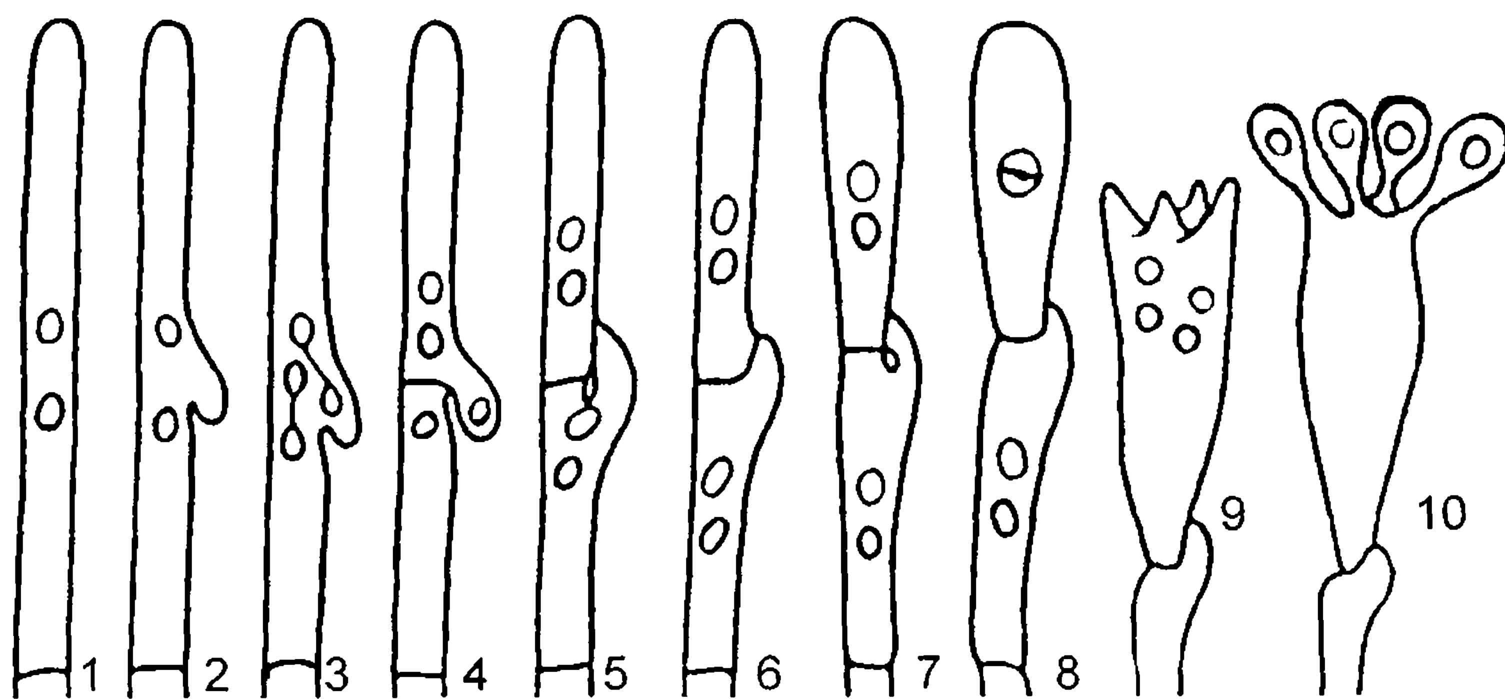


Рисунок 90. Схема развития базидии и базидиоспоры. (объяснения цифр и обозначений в тексте).

через узкий просвет стеригмы протискивается по одному ядру. В типичных случаях на каждой базидии формируется четыре базидиоспоры. При созревании споры отбрасываются от стеригмы на небольшие расстояния. Поэтому их называют **баллистоспорами**. В основе отбрасывания, как и в случае выбрасывания аскоспор из сумок, лежит процесс, основанный на гидролизе гликогена, в результате чего в созревающей базидии повышается тургорное давление. Однако это давление передаётся базидиоспоре через очень узкий канал стеригмы, в результате чего базидиоспора получает незначительный по силе толчок и отбрасывается всего на несколько десятых миллиметра.

У части видов базидиомикота формируются **статиспоры,** освобождающиеся без активного отделения от базидии после её разрушения (например, в группе порядков гастеромицеты).

Из оставшейся после формирования базидии пары ядер одно остается в нижней клетке-ножке, а второе попадает в боковой вырост — пряжку, ещё не отделённую перегородкой от материнской клетки базидии (рис. 90, *2*). В дальнейшем пряжка отделяется перегородкой от материнской клетки базидии, и вершина её, загибаясь книзу, прирастает к клетке-ножке. Между ними образуется отверстие, через которое ядро из пряжки переходит в клетку-ножку, восстанавливая её двуядерность (рис. 90, *3–6*). Благодаря этому клетка-ножка способна к дальнейшему функционированию: она может развивать дикариотичный мицелий и новые базидии, как описано выше. Таким образом, в цикле развития базидиальных грибов преобладает дикариотичная фаза (рис. 88, 90). Гаплоидная фаза короткая: это базидиоспоры и мицелий, выросший из них и существующий короткий период. Таким образом, базидию можно рассматривать как орган, гомологичный сумке аскомикота.

Базидии с базидиоспорами могут развиваться прямо на мицелии. Но у большинства базидиомицетов они возникают на поверхности или внутри плодовых тел. Плодовые тела базидиомицетов — **базидиомы** — очень разнообразны по форме, консистенции и окраске. Они бывают паутинистыми, плотно-войлочными, кожистыми, деревянистыми, мягко мясистыми. Имеют форму плёнок, корочек, могут быть булавовидными, копытообразными или состоять из шляпки и ножки.

Спороносный слой плодового тела — **гимений** — у более примитивных видов располагается на верхней, а у более высокоорганизованных видов — на нижней стороне плодового тела.

Гимений базидиальных грибов состоит из базидий с базидиоспорами и **базидиол** (молодые или недоразвитые базидии). Это стерильные клетки, отделяющие базидии друг от друга и предохраняющие базидиоспоры от слипания. У некоторых видов в гимении имеются **цистиды** — крупные клетки, возвышающиеся над гимениальным слоем. Они защищают гимений и особенно базидии от давления сверху. Форма цистид для многих видов постоянна и часто служит систематическим признаком (рис. 91, 92).

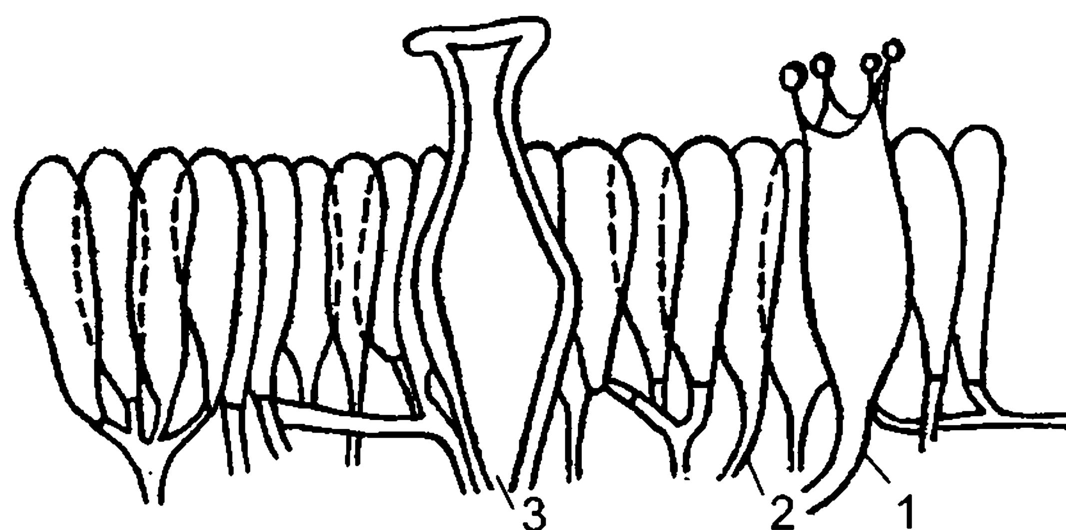


Рисунок 91. Гимений базидиального гриба: 1 — базидия с базидиоспорами; 2 — базидиола; 3 — цистида.

Поверхность плодового тела, несущая гимений, называется **гименофором**. У низших представителей он гладкий, у более высокоорганизованных имеет форму зубцов, трубочек, пластинок. Общая эволюция плодовых тел базидиомицетов шла, во-первых, по пути увеличения общей поверхности гименофора и, соответственно, площади гимения за счёт возникновения на нём шипов, складок и т.д., что приводило к увеличению числа базидиоспор, и, во-вторых, по пути перемещения гименофора с гимением на нижнюю сторону плодового тела,

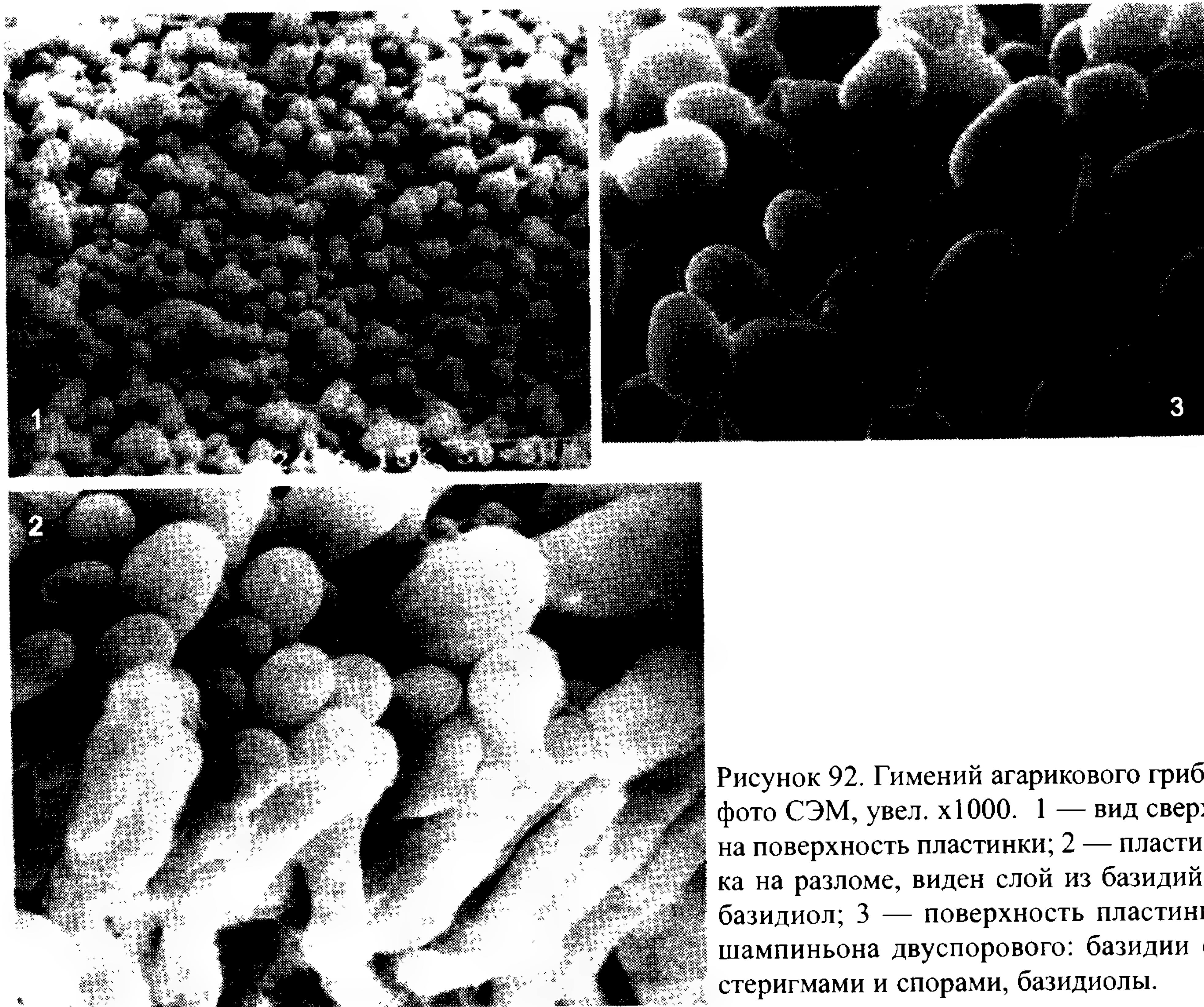


Рисунок 92. Гимений агарикового гриба, фото СЭМ, увел. х1000. 1 — вид сверху на поверхность пластинки; 2 — пластинка на разломе, виден слой из базидий и базидиол; 3 — поверхность пластинки шампиньона двуспорового: базидии со стеригмами и спорами, базидиолы.

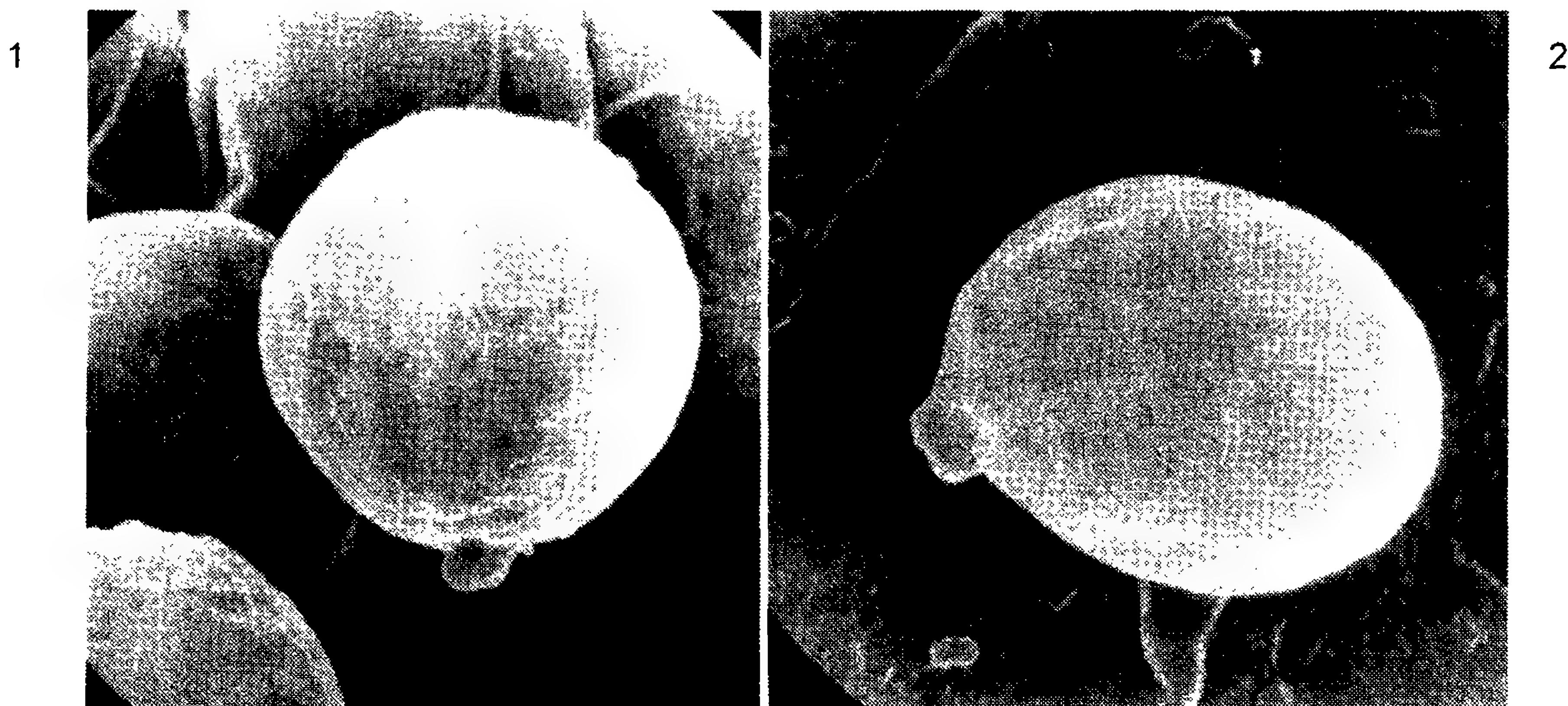


Рисунок 93. Базидиоспоры: 1 — поплавка *Amanitopsis vaginata* и 2 — красного мухомора *Amanita muscaria*. Фото СЭМ, увел. х 10000.

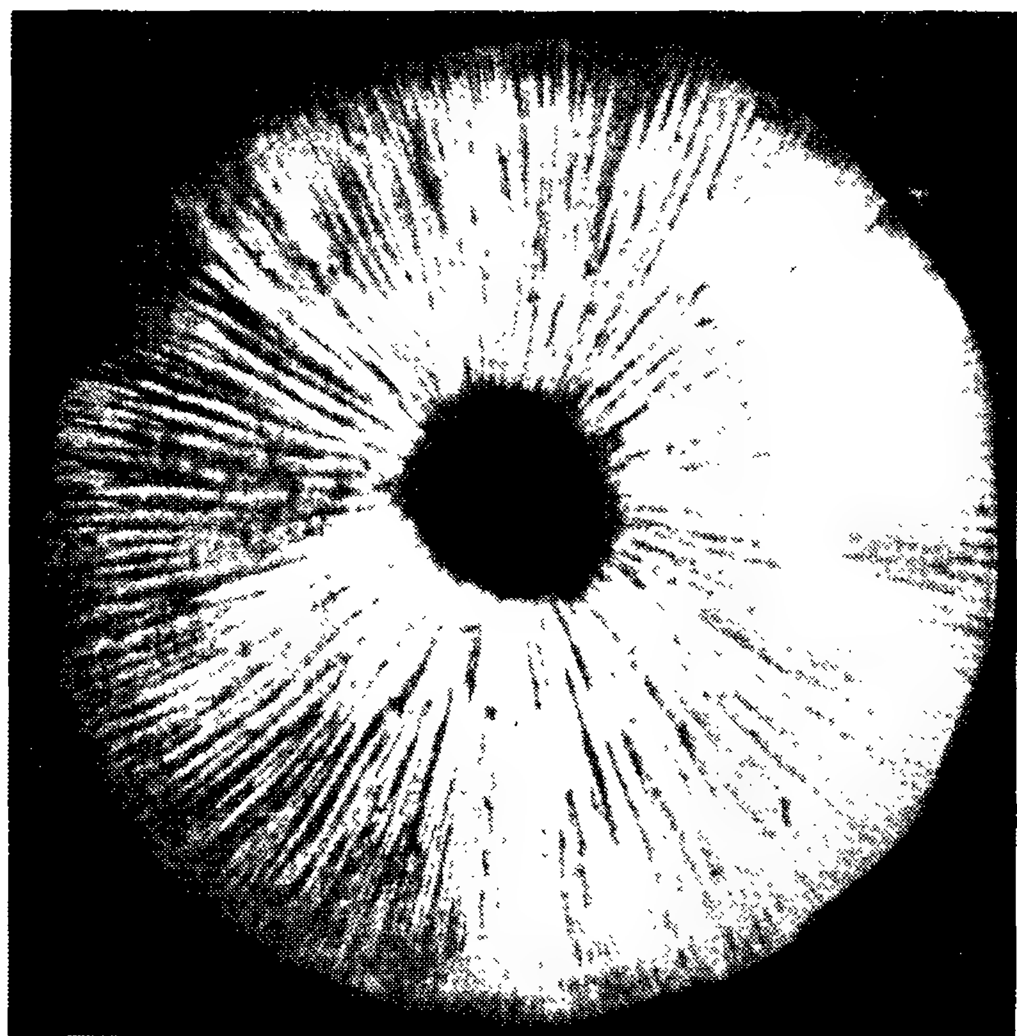


Рисунок 94. Споровый отпечаток шляпочного пластинчатого гриба.

что способствовало предохранению базидий с базидиоспорами от механических повреждений, попадания избытка влаги и т.д. (рис. 92).

В закрытых плодовых телах сформированный гимений часто не образуется, а базидии имеют разнообразную форму и разное расположение спор (например, по бокам базидии), что связано с отсутствием активного отбрасывания базидиоспор. В этом случае они освобождаются после разрушения базидии и оболочки плодового тела.

Базидиоспоры имеют эллипсоидную, овальную или шаровидную форму, а их поверхность может быть гладкой или иметь определённую скульптуру (рис. 93). Окраска базидиоспор — от бесцветной, бледно-жёлтой или розовой до тёмно-фиолетовой и чёрной — определяет и окраску гименофора зрелого плодового тела. Например, белые споры сыроежек определяют белый цвет их пластинок, а тёмно-коричневые споры шампиньонов — коричневый цвет зрелых пластинок этих грибов. Собранные в виде спорового отпечатка на бумаге споры шляпочных грибов и трутовиков позволяют определить их цвет, что является для многих родов важным систематическим признаком (рис. 94).

Конидиальные спороношения у базидиальных грибов встречаются относительно редко. Они могут развиваться и на гаплоидном и на дикариотичном мицелиях, но не достигают того обилия и разнообразия, которое характерно для сумчатых грибов.

По строению базидии бывают трёх типов (рис. 95). Базидия может быть одноклеточной цилиндрической или булавовидной — **холобазидия**. Базидия может состоять из двух частей: нижней расширенной — **гипобазидии** и верхней — **эпибазидии**, являющейся выростом гипобазидии. Эпибазидия часто состоит из 2 или 4 частей и у части видов отделена от гипобазидии перегородкой. Такая сложная базидия называется **гетеробазидией** или **фрагмобазидией**. Третий тип — базидия, формирующаяся из толстостенной покоящейся клетки **телиоспоры** — **телиобазидия**.

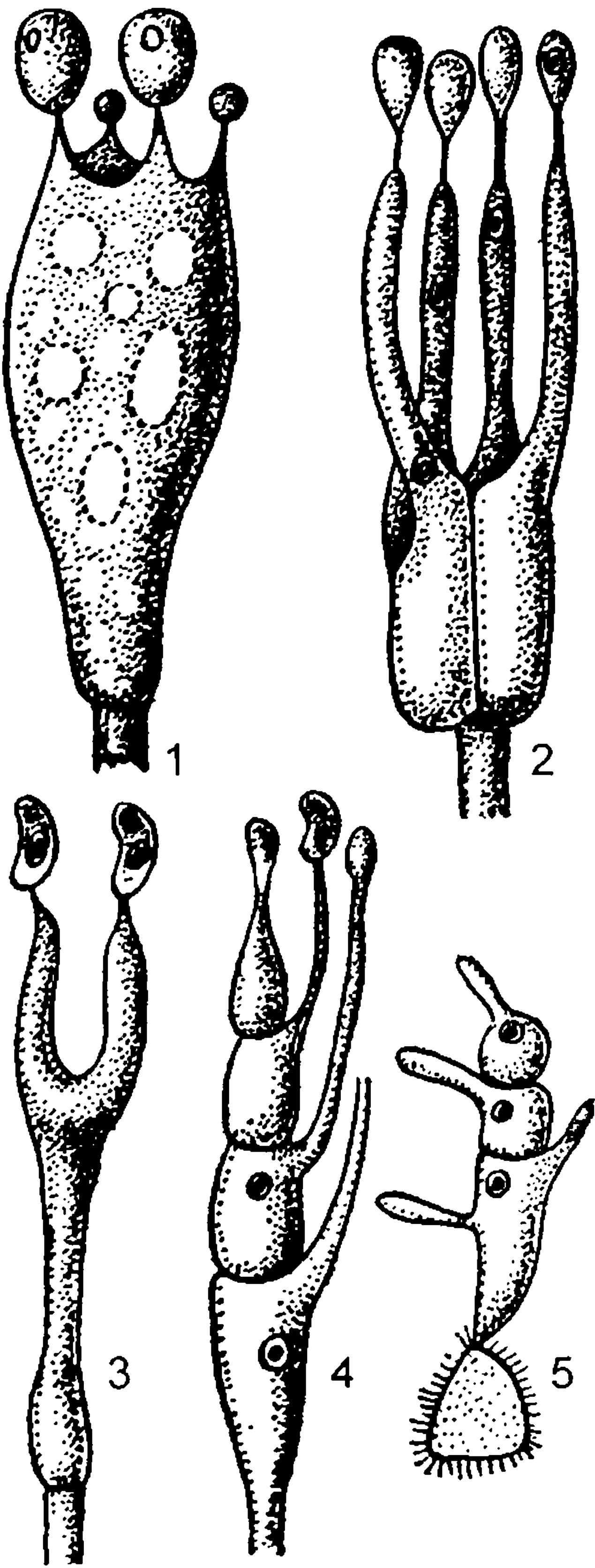


Рисунок 95. Типы базидий: 1 — холобазидия; 2–4 — гетеробазидии; 5 — телио- (фрагмо-) базидия.

По типу развития и строения базидий базидиальные грибы в настоящее время разделяют на три класса, что достаточно близко соответствует современным данным геносистематики, подтверждающим наличие в отделе *Basidiomycota* трёх монофилетических групп (табл. 9).

Класс *Basidiomycetes*. Половой процесс — соматогамия; часто образуются макроскопические плодовые тела (базидиомы). Сапротрофы, симбиотрофы (микоризные грибы) или паразиты растений. Базидиоспоры являются баллистоспорами или активно не отбрасываются (**статиспоры**). Пряжки присутствуют, реже отсутствуют. Гифы с долипоровыми септами и парентесомами. В разных системах в класс включают от 15 до 32 порядков. Подразделяется на два подкласса[1].

Представители подкласса *Homobasidiomycetidae* имеют булавовидную или цилиндрическую, урновидную или вильчатую базидию, лишенную внутренней перегородки (одноклеточную). Базидиоспоры обычно прорастают в мицелий или размножаются делением или почкованием, образуя студенистые структуры. Включает почвенные сапротрофы, ксилотрофы, микоризные грибы и реже микопаразиты. Содержит 15–27 порядков.

В подклассе *Heterobasidiomycetidae* базидиоспоры обычно при прорастании размножаются делением или почкованием или образуют конидии. Базидии или их стеригмы видоизменены, часто имеют вертикальную или поперечную

Таблица 9. Классы и подклассы отдела *Basidiomycota*

Класс	Подкласс
Basidiomycetes	*Homobasidiomycetidae* *Heterobasidiomycetidae*
Urediniomycetes[1] *Ustilaginomycetes*	

[1] В “Dictionary of the Fungi”(1995) классы *Urediniomycetes* и *Ustilaginomycetes* названы соответственно *Teliomycetes* и *Ustomycetes*.

перегородку (фрагмобазидия). Такая сложная по строению базидия состоит из эпи- и гипобазидии. При этом материнская клетка базидии обычно не разрастается, а даёт вырост, куда переходят гаплоидные ядра, а затем вырост может делиться перегородками. Ксилотрофы или микопаразиты. Включает 3–5 порядков.

Класс *Urediniomycetes* (*Teliomycetes*). Половой процесс — **сперматизация**, плодовые тела (базидиомы) не образуются. Базидия развивается из толстостенной покоящейся клетки — **телиоспоры**, которая рассматривается в качестве предшественника базидии — **пробазидии**. Базидиоспоры — баллистоспоры. Пряжки отсутствуют, гифы с долипоровыми септами, часто с пробками, но без парентесом. Облигатные паразиты растений и насекомых. Включает 2–4 порядка (по разным источникам), из которых порядок *Uredinales* — ржавчинные разделён на 14 семейств.

Класс *Ustilaginomycetes* (*Ustomycetes*). Половой процесс — **соматогамия**, как в классе *Basidiomycetes*, но базидии образуются из характерных толстостенных спор — телиоспор (**устоспор**), развивающихся интеркалярно или на концах (терминально) дикариотичных гиф. В телиоспорах происходит кариогамия. В клеточных перегородках поры простые. Долипоровые септы обычно отсутствуют, и всегда отсутствуют парентесомы. Плодовых тел не образуют. Включает в основном паразитов растений, некоторых сапротрофов. Подразделяется на 2–7 порядков. Наиболее практически важный порядок *Ustilaginales* — головнёвые грибы.

Класс базидиомицеты (*Basidiomycetes*)

Подкласс гомобазидиомицеты (*Homobasidiomycetidae*) объединяет грибы с неразделённой одноклеточной булавовидной или цилиндрической базидией — холобазидией, развивающейся непосредственно из производящей её и затем разрастающейся клетки.

Подкласс гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetidae*) со сложной базидией — гетеробазидией, состоящей из эпи- и гипобазидии. Здесь материнская клетка базидии обычно не разрастается, а даёт вырост, куда переходят гаплоидные ядра, а затем вырост может делиться перегородками[1].

Подкласс гомобазидиомицеты — *Homobasidiomycetidae*

Подкласс объединяет грибы с неразделённой одноклеточной булавовидной или цилиндрической базидией. Базидии располагаются на поверхности или внутри плодовых тел. В соответствии с расположением базидий внутри или на поверхности плодовых тел и особенностями строения гименофора среди гомобазидиомицетов выделяют три условных линии: афиллофороидные, агарикоид-

---

[1] В “Dictionary of the Fungi” (2001) в классе *Basidiomycetes* подклассы не выделяют, а класс в целом подразделяют на 41 порядок.



Рисунок 96. "Ведьмино кольцо".

ные и гастероидные (гастеромицеты) гомобазидиомицеты. Две первые линии традиционно объединяют в группу гименомицеты.

Гименомицеты[1]

Гименомицеты — самая большая по числу видов и наиболее известная среди базидиальных грибов группа, включающая более 12 тыс. видов. То, что обычно называют грибами, в большинстве случаев — плодовые тела гименомицетов, вегетативная часть которых — грибница находится в субстрате (почве, древесине и т.д.).

Базидии соединены в тесный палисадный слой — гимений, расположенный на поверхности плодовых тел. Гимений может быть открытым или первоначально прикрытым покрывалом, в виде плёночки из стерильных гиф, но к моменту созревания и отбрасывания базидиоспор гимений всегда открыт.

Поверхность плодовых тел, несущая гимений, — **гименофор** — разнообразен по форме: гладкий или с различными выростами в виде шипов, складок,

[1] В некоторых системах (Hawksworth et al.,1983; Swann, Taylor, 1995) гименомицеты выделены в ранг класса *Hymenomycetes*.

трубочек, пластинок, увеличивающих его общую поверхность. Типы гименофора имеют важное значение в систематике гименомицетов.

Гименофор с гимением на поверхности плодовых тел является определяющим признаком гименомицетов. Плодовые тела гименомицетов также разнообразны по окраске, консистенции, форме. Среди них есть однолетние, например, большинство мягких мясистых плодовых тел шляпочных грибов. Время их образования от нескольких часов, например, у мелких видов рода навозник (*Coprinus*) до 10–14 суток у некоторых видов рода болетус (*Boletus*), куда относится белый гриб *Boletus edulis*.

Многолетние деревянистые плодовые тела имеют многие трутовые грибы, развивающиеся как сапротрофы или паразиты на деревьях, например трутовик обыкновенный (*Fomes fomentarius*), обычный на мёртвых стволах берёз, осин и других деревьев (рис. 109). Гимений у них образует споры в течение всего вегетационного периода. Трубочки гименофора нарастают ежегодно и функционируют в течение нескольких лет. Возраст отдельных плодовых тел некоторых трутовиков может насчитывать до 80 лет, а.диаметр копытообразного плодового тела достигать 50 см. Размеры плодовых тел гименомицетов колеблются в зависимости от вида: от 0,2–0,5 см в диаметре шляпки у мелких шляпочных грибов и до 72 см в диаметре и массе в 20 кг у гриба-барана (*Grifola frondosa*) из семейства трутовиковых.

Споры гименомицетов распространяются в основном ветром — токами воздуха. Это особенно относится к трутовиковым, плодовые тела которых обычно находятся на деревьях, сравнительно высоко над поверхностью земли. В распространении базидиоспор мясистых плодовых тел шляпочных грибов принимают участие и животные — обитающие в почве личинки и взрослые насекомые, слизни и некоторые млекопитающие (лоси, олени, белки), которые используют эти плодовые тела в пищу. При этом споры грибов проходят через пищеварительный тракт животных непереваренными и выбрасываются с экскрементами уже в другом месте. В этом случае биологическая роль мясистых плодовых тел отчасти может быть сопоставлена с ролью сочного околоплодника у высших растений.

Растут гименомицеты на почве, деревьях и разнообразных растительных остатках. Грибница обычно разрастается в субстрате, а на его поверхности формируются плодовые тела. Рост грибницы происходит равномерно и центробежно. Этим объясняется образование, в основном у луговых шляпочных грибов, так называемых “ведьминых кругов” или “ведьминых колец”, когда плодовые тела располагаются по кругу (рис. 96). Размеры таких кругов могут достигать нескольких десятков метров. Зная скорость роста грибницы по радиусу в год, которая составляет в зависимости от условий и вида гриба от 8 до 50 см в год (в среднем около 10 см), можно вычислить приблизительный возраст отдельных колец, который может составлять 100 лет. “Ведьмины круги” образуют некоторые виды шампиньонов, например, шампиньон обыкновенный (*Agaricus campester*), луговой опёнок (*Marasmius oreades*) и некоторые другие гименомицеты, в основном почвенные сапротрофы.

Гименомицеты широко распространены по всему земному шару от о. Шпицберген в Заполярье до Огненной Земли в южном полушарии. Столь же широко представлены они и в самых различных биоценозах: в лесу, на лугах, в степях, в тундре и т.д.

Основная эколого-трофическая группа гименомицетов — это почвенные сапротрофы, в которой можно выделить виды, растущие на опаде и в разных горизонтах гумусового слоя.

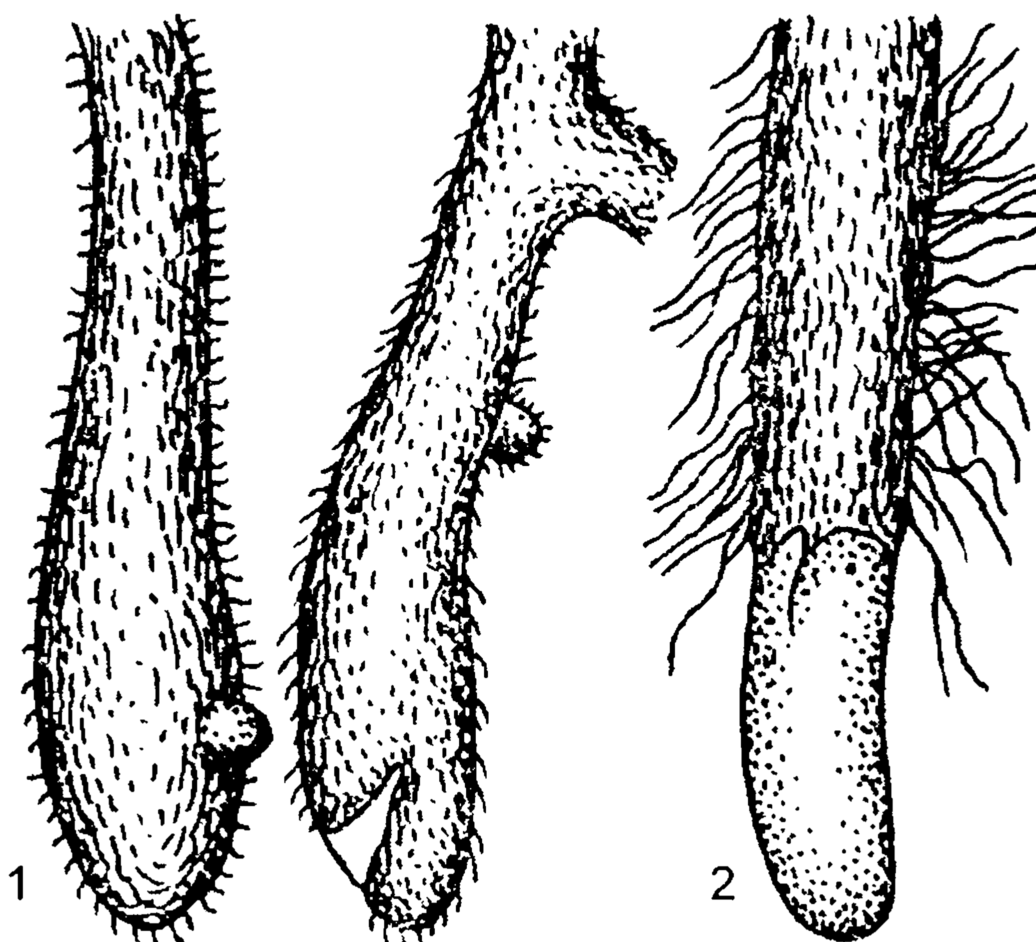


Рисунок 97. Эктотрофная микориза: 1 — микоризный чехол на кончике корня сосны; 2 — освобождение растущего кончика корня от грибного чехла.

Вторая очень большая группа гименомицетов — микоризные грибы. В отличие от эндотрофной микоризы, которую образуют с травянистыми растениями грибы порядка *Glomerales* из класса *Zygomycetes* (рис. 53, 54) или анаморфные, несовершенные грибы, гименомицеты образуют **эктотрофную** микоризу в основном с корнями древесных пород. Эктотрофная микориза отличается тем, что на корнях формируется наружный чехол из гиф, имеющий вид довольно плотно переплетённой ткани, одевающей корень. От этого переплетения гиф в окружающую почву простираются свободные гифы (рис. 97). Собственных корневых волосков корень при этом не образует.

Переходной между эндотрофной и эктотрофной микоризами является **экто-эндотрофная** микориза, распространённая более широко, чем чисто эктотрофная. При этом гифы грибов густо оплетая корень снаружи, в то же время дают обильные ветви, проникающие в его коровую паренхиму. Именно такая микориза встречается у большинства древесных пород с гименомицетами. В микоризе указанного типа гриб получает от корня углеродное питание, а его свободные гифы, широко расходясь в почве от корня, получают из почвы воду, минеральные соли и растворимые органические вещества, главным образом азотистые. Часть этих веществ переходит в корень, а часть используется самим грибом на построение грибницы и плодовых тел. Большинство микоризных грибов без контакта с корнями деревьев плодовых тел не образует.

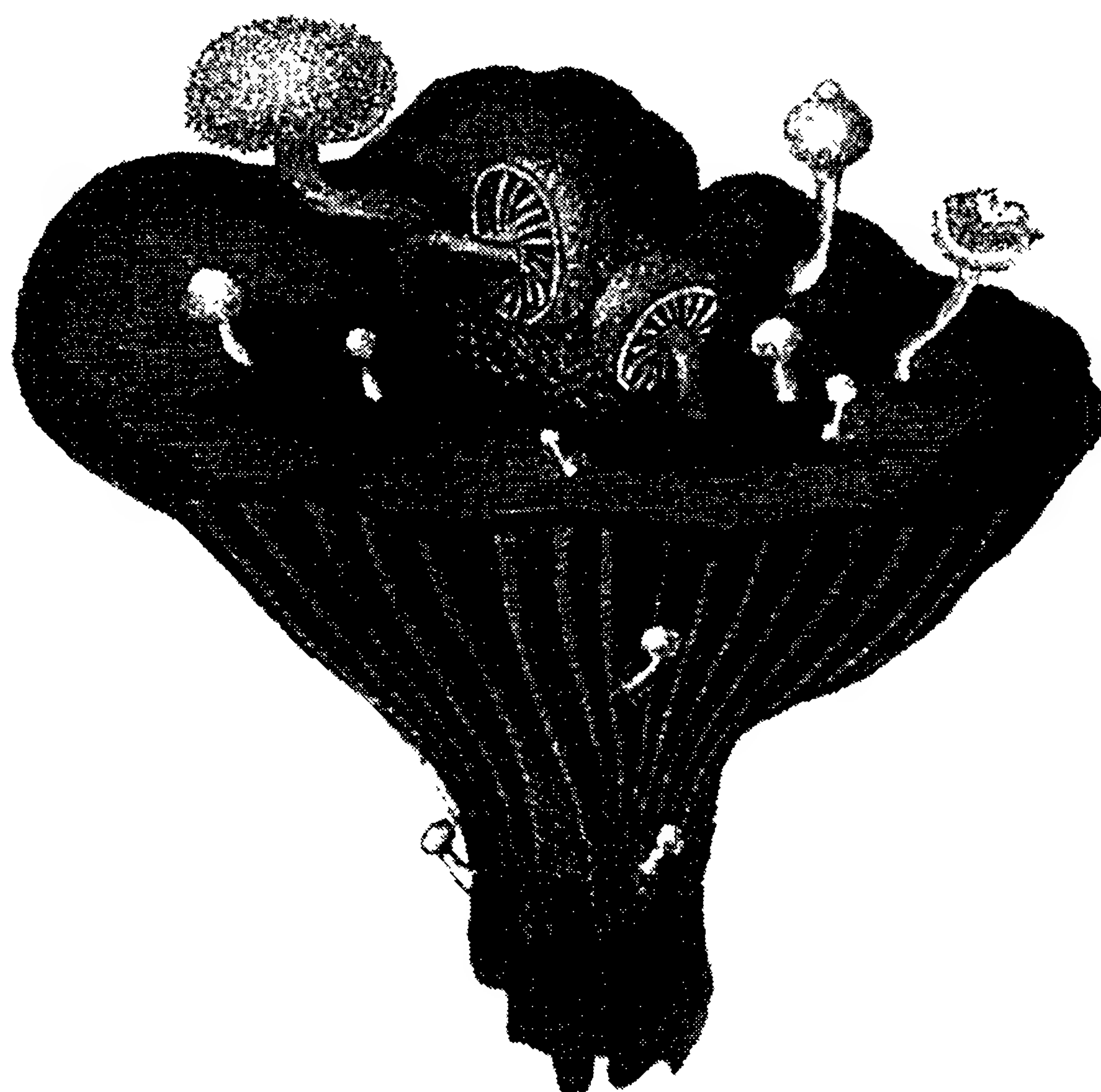


Рисунок 98. Плодовые тела *Asterophora* на сыроежке (Das System der Pilze (1837) G.G.D. Nees von Esenbeck).

Почва леса, особенно в прикорневой зоне деревьев, пронизана грибницей микоризных грибов, а на поверхности почвы появляются их обычно довольно многочисленные плодовые тела. Одни микоризные грибы формируют микоризу со





Рисунок 99. *Agaricus bisporus* — культивируемый шампиньон: 1 — плодовые тела (базидиомы) шампиньона двуспорового; 2 — шампиньоны в шампиньоннице.

многими породами деревьев. Например, белый гриб (*Boletus edulis*) образует микоризу почти с 50 породами деревьев, среди которых берёза, дуб, граб, бук, сосна, ель и т.д. Другие виды микоризных грибов образуют микоризу с ограниченным кругом древесных пород или даже всего с одной породой, Например, лиственничный маслёнок (*Suillus grevillei*) образует микоризу только с лиственницей. Для деревьев симбиоз с грибами тоже имеет значение. Опыты в питомниках, на лесных полосах показывают, что без микоризы деревья развиваются хуже, отстают в росте, ослаблены и легче подвергаются заболеваниям.

Другая крупная экологическая группа гименомицетов — **ксилотрофы**, обитающие на древесине. Среди них можно выделить **ксилопаразитов,** развивающихся на живых деревьях и кустарниках, например, корневая губка *Heterobasidion annosum*, паразитирующая на соснах и елях и приносящая большой вред лесному хозяйству, или ложный трутовик *Phellinus igniarius*, паразитирующий на лиственных породах, особенно часто на осинах и ивах. Однако большинство грибов этой группы **ксилосапротрофы**, развивающиеся на мертвой древесине, например, трутовик настоящий *Fomes fomentarius*, растущий на мертвой древесине самых разных пород (рис. 109). Опёнок осенний (*Armillariella mellea*) может паразитировать на корнях более чем 200 видов высших растений, но может развиваться и как сапротроф (рис. 10).

Почвенные сапротрофы, микоризные грибы и ксилотрофы — основные эколого-трофические группы гименомицетов, охватывающие большое число видов. Менее многочисленны другие группы: **копротрофы**, растущие на навозе травоядных, — в основном виды рода навозник *Coprinus* (рис. 117); **карбофилы**, обитающие на обугленной древесине и кострищах, например некоторые виды рода чешуйчатка *Pholiota* и **микофилы**, паразитирующие на других гименомицетах, например, астерофора паразитная *Asterophora parasitica*, мелкие плодовые тела которой появляются большими группами на некоторых видах сыроежек (рис. 98).





Рисунок 100. — *Pleurotus ostreatus* — вешенка устричная или обыкновенная (http://www.kki.pl); 2 — *P. pulmonarius* — вешенка легочная (http://www.grzyby.pl)



Рисунок 101. Зимний гриб *Flammulina velutipes* при искусственном выращивании.

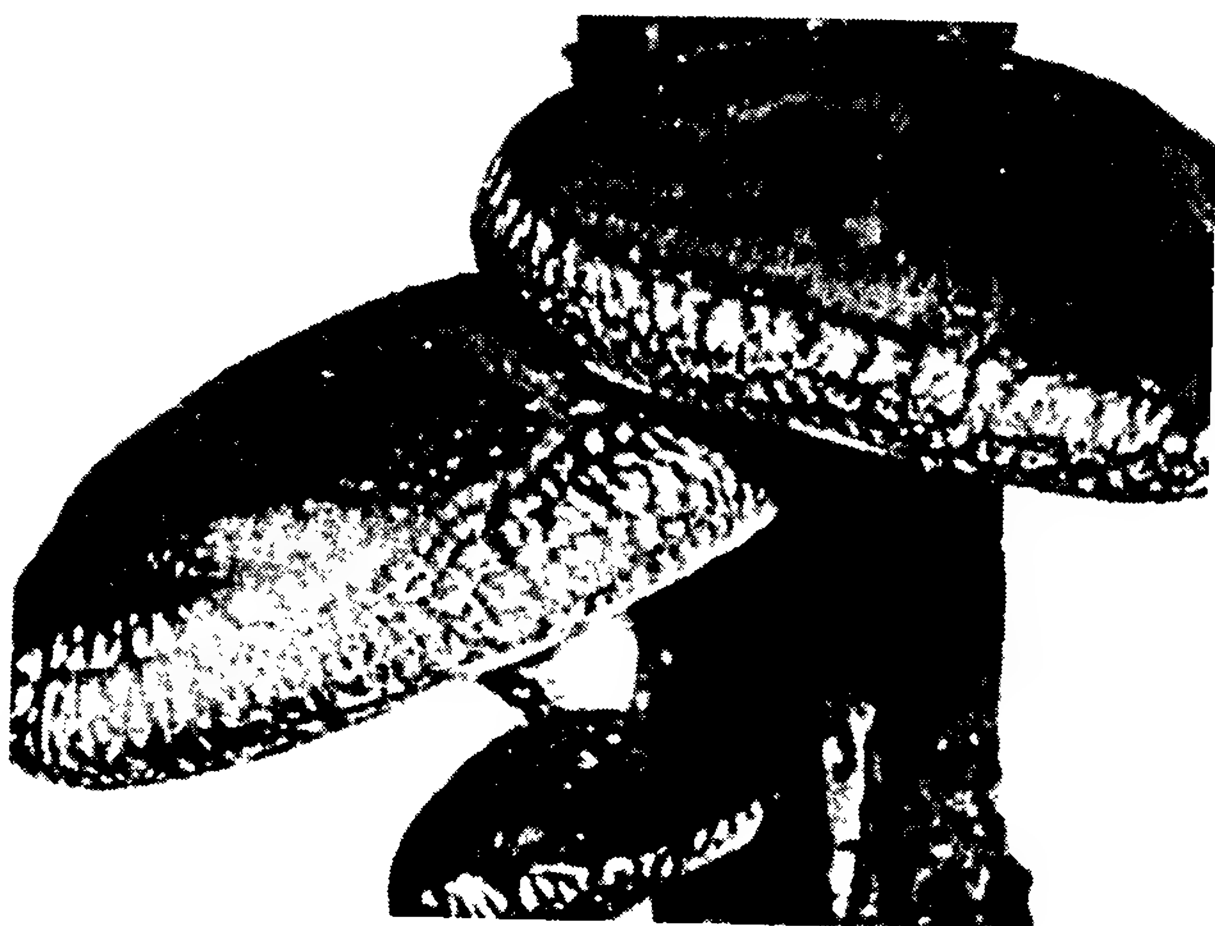


Рисунок 102. *Lentinus edodes* — сиитаке, культивируемый в Японии.

Роль гименомицетов в природе и хозяйственной деятельности человека очень разнообразна. Основная масса видов съедобных грибов — гименомицеты. К гименомицетам относятся те, пока ещё немногочисленные виды грибов, которые человек научился выращивать как сельскохозяйственные растения. В их числе шампиньон двуспоровый *Agaricus bisporus*, который культивируется в искусственных условиях в старых каменоломнях, шахтах, подвалах и специализированнных шампиньонницах вот уже более 300 лет и более чем в 80 странах мира (рис.99). Его годовое производство достигает 2 млн. тонн. Из других видов в последние десятилетия довольно значительное распространение получило искусственное выращивание вешенки устричной (*Pleurotus ostreatus*) и вешенки легочной (*P. pulmonarious*) (рис. 100, *1,2*), а также зимнего гриба (*Flammulina velutipes*) на древесине и некоторых отходах сельскохозяйственного производства и лесной промышленности (солома, подсолнечная лузга, кочерыжки кукурузы, опилки и т.д.) (рис. 101). Самый древний из искусственно выращиваемых грибов — сиитакэ *Lentinus edodes*, который вот уже две тысячи лет выращивают на древесине в странах Дальнего Востока, особенно в Японии (рис. 102). В общей сложности в промышленном масштабе сейчас выращивают около 10 видов гименомицетов.

В настоящее время всё большее распространение находит способ получения грибов в пищевых и кормовых целях путём выращивания мицелия съедобных грибов в ферментерах в жидкой среде (погружённая культура) или на сыпучих субстратах (твёрдофазное культивирование). Эти способы основаны на том, что мицелий, полученный таким способом, по своему химическому составу и вкусовым качествам близок к плодовым телам соответствующих видов грибов.

Некоторые гименомицеты — продуценты биологически активных веществ, в частности ферментов, особенно целлюлолитических. Из видов рода сыроежка (*Russula*) отечественные исследователи получили фермент руссулин, нашедший широкое применение в сыроварении.

С другой стороны, многие гименомицеты, особенно трутовиковые и кониофоровые (домовые) грибы, разлагая заготовленную древесину и деревянные постройки и конструкции, наносят значительный вред.

В природе гименомицеты — редуценты растительных остатков, особенно листового опада и древесины, участники микоризного симбиоза. Таким образом, и в природе и в жизни человека гименомицеты играют значительную роль.

Гименомицеты условно можно разделить на две группы: непластинчатых или афиллофороидных, имеющих разнообразные плодовые тела с гименофором различного типа — гладким, складчатым, шиповатым, трубчатым, и группу пластинчатых или агарикоидных, плодовые тела которых имеют гименофор в виде пластинок и почти всегда состоят из шляпки и ножки. Близки к ним виды с мягко-мясистыми плодовыми телами и трубчатым гименофором, легко отделяющимся от мякоти шляпки, т.е. её стерильной части (белый гриб *Boletus edulis*, подосиновик *Leccinum auranticum* и др.). Трубчатый гименофор этих грибов по своему происхождению связан с пластинчатым. Эти грибы иногда выделяют в самостоятельный порядок Болетовых (*Boletales*). Обе группы полифилетичны, не имеют определённого таксономического статуса.

Группа афиллофороидные гименомицеты

Представители группы характеризуются разнообразными по форме, консистенции и микроскопическому строению базидиомами и разнообразным по форме гименофором, кроме пластинчатого. В случае трубчатого гименофора трубочки не отделяются от стерильной части плодового тела.

Афиллофороидные гименомицеты распространены во всех природных зонах и особенно широко представлены в лесах, где являются основными разрушителями древесины. Большинство из них — сапротрофы. Часть видов паразитирует на живых деревьях.

Группа включает 9–11 порядков, выделяемых по комплексу признаков, среди которых основными являются — форма и строение гименофора и плодового тела, некоторые микроскопические признаки, например, наличие щетинок в гимении, тип гифальной системы, а также данные геносистематики. Основные порядки следующие.



Рисунок 103. Телефора наземная *Thelephora terrestris* (http://www.houby.hulak.cz)

Порядок телефоровые — *Thelephorales*

Гименофор гладкий. Плодовые тела чаще кожистой консистенции, разнообразной формы, наиболее типичны вееровидные черепитчато расположенные. Растут на мёртвой древесине и валежнике. На последнем субстрате, полупогруженном в почву, в сухих сосновых лесах часто встречаются розетки телефоры наземной *Thelephora terretris* (рис. 103).

Порядок ежовиковые или герициевые — *Hericiales*

Плодовые тела разнообразные по форме (коралловидные, в виде корочек или шляпки с ножкой). Гименофор шиповатый или зубчатый (рис. 104). В основном — почвенные сапротрофы или на гнилой древесине. Ежовик коралловидный (*Hericium coralloides*) растёт на гниющей древесине. Редкий вид, включён в список охраняемых видов в "Красной книге РСФСР" (рис. 105).

Порядок трутовиковые или полипоровые — *Polyporales* (*Poriales*)

Большой порядок, включающий виды с гименофором разного типа: гладкий (сем. *Ramariaceae* и *Sparassidaceae*), лабиринто-сетчатый или бугорчатый (сем. *Meruliaceae*), трубчатый или ячеистый (сем. *Polyporaceae*), лабиринтовидный в виде переплетающихся складок (сем. *Fomitopsidaceae*) и др.

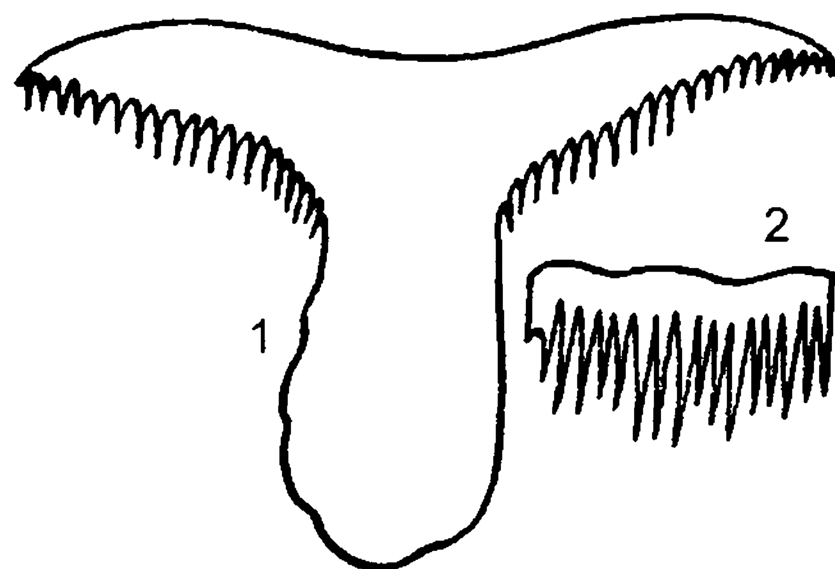


Рисунок 104. *Hydnum repandum* — ежовик желтый: 1 — продольный разрез плодового тела; 2 — шиповидный гименофор.



Рисунок 105. *Hericium coralloides* — ежевик коралловидный — редкий охраняемый вид, внесенный в "Красную книгу СССР" (1984) и "Красную книгу РФСР" (1988). (http://www.bluewillowpages.com).

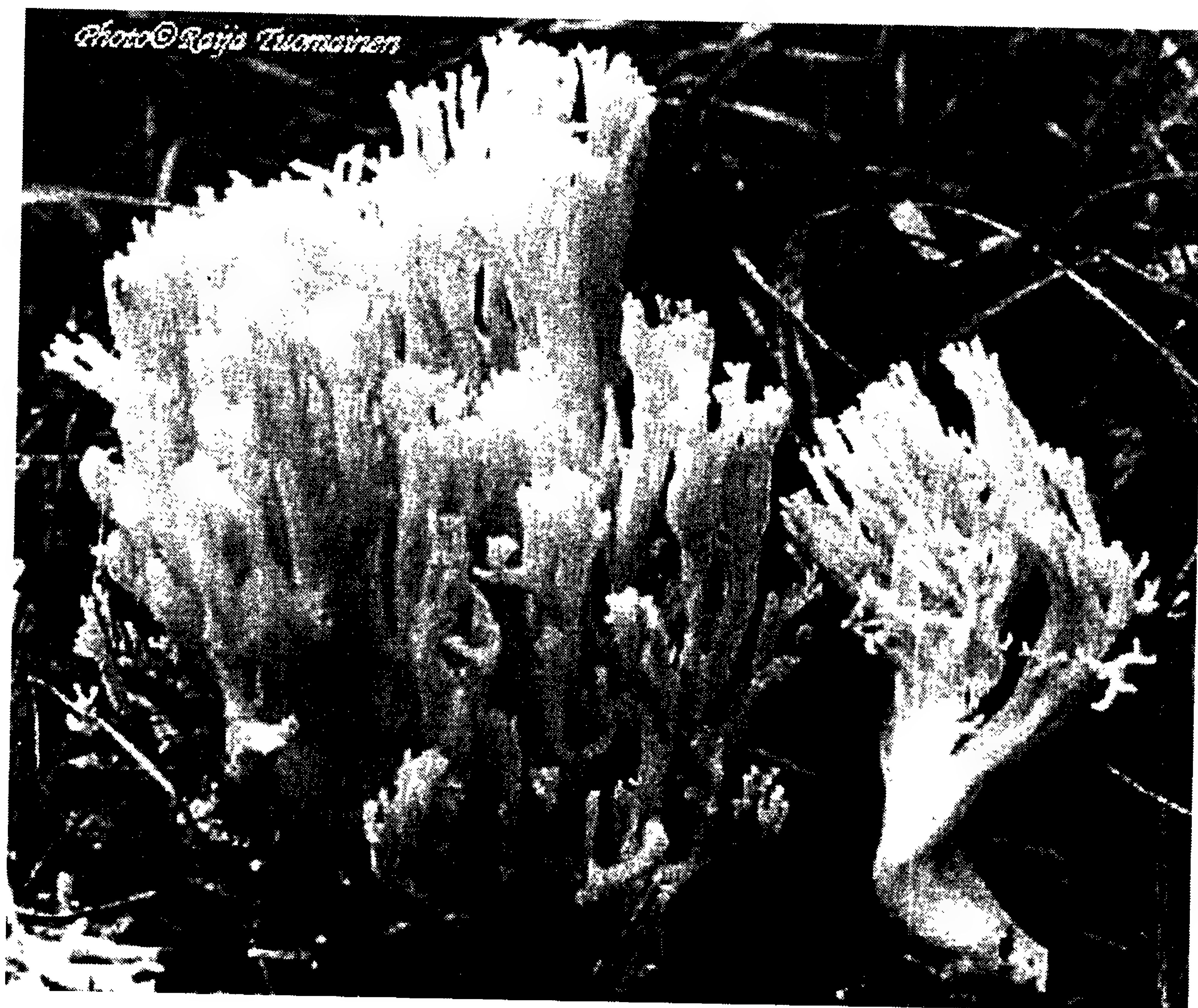


Рисунок 106. *Ramaria flava* — рамария желтая или "грибная лапша" (http://www.sienet.luontonetti.com).

Семейство рогатиковые — *Ramariaceae*[1]

Гименофор гладкий, покрывает большую часть плодового тела. Плодовые тела булавовидные, цилиндрические или кораллoвидно разветвлённые, в основном мясисто-хрящеватой консистенции, однолетние. Окраска — разные оттенки жёлто-оранжевого цвета, реже красные, лиловатые или бурые. Большинство — сапротрофы (почвенные, подстилочные или на гнилой древесине). Род рамария (*Ramaria*) включает виды с крупными, до 20 см высотой, сильно разветвлёнными плодовыми телами яркой окраски. Рамария жёлтая (*R. flava*) — съедобный вид, называемый в обиходе грибная лапша (рис. 106).

Семейство спарассиевые — *Sparassidaceae*

Гименофор гладкий, покрывает большую часть плодового тела. Плодовые тела разветвлённые, в основном мясисто-хрящеватой консистенции, однолетние, окраска желтоватая или буроватая. Сапротрофы, преимущественно на гниющей древесине.

[1] В ряде систем выделяют в самостоятельный порядок *Clavariales* или *Ramariales*. В "Dictionary of the Fungi" (2001) помещены в ранге семейства *Clavariaceae* в порядок *Agaricales* класса *Basidiomycetes*.

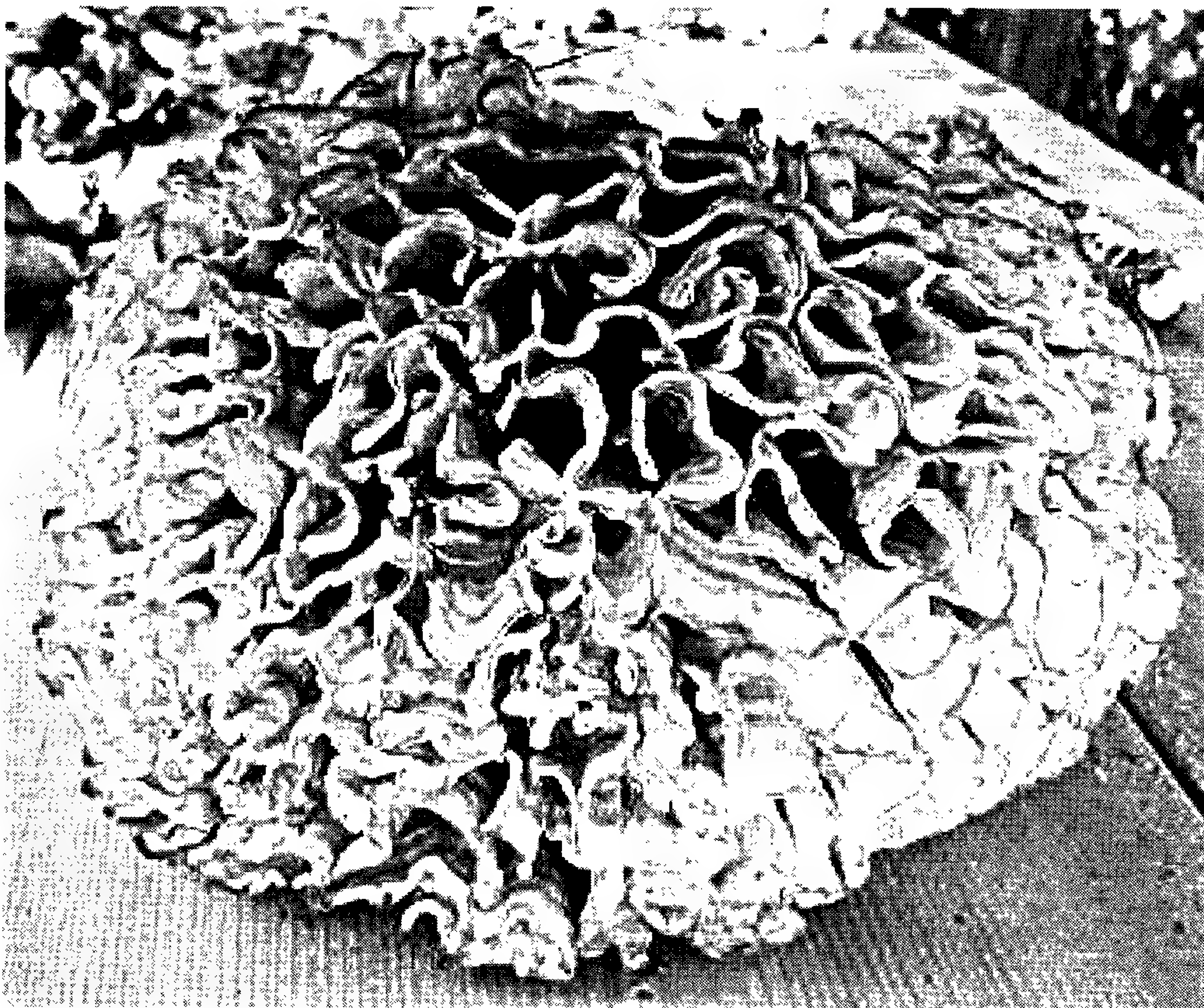


Рисунок 107. *Sparassis crispa* — спарассис курчавый или "грибная капуста". Редкий вид. Включен в "Красную книгу СССР" (1984) и "Красную книгу РФСР" (1988) (http://www.bostonmycologicalclub.org).

Род спарассис (*Sparassis*) объединяет виды с мясистыми плодовыми телами, состоящими из многочисленных расширенных пластинок, сросшихся своими суженными концами. Спарассис курчавый или грибная капуста *S. crispa* — редкий вид, занесённый в "Красную книгу РСФСР" (рис. 107).

Семейство мерулиевые — *Meruliaceae*

Гименофор из неправильных складок, лабиринто-сетчатый или бугорчатый. Плодовые тела хрящеватые, в виде ржаво-бурых или тёмно-коричневых лепёшек (рис. 108). Сапротрофы на древесине, которую разлагают очень активно, питаясь целлюлозными стенками её клеток. Домовый гриб (*Serpula lacrymans*) при благоприятных условиях способен очень быстро разрушать деревянные конструкции мостов и других сооружений и причиняет большой ущерб во многих районах земного шара. Его мицелий обычно развивается внутри древесины и на её поверхности и очень быстро распространяется с помощью ризоморф. Распростёртые жёлто-бурые плодовые тела со складчатым гименофором образуются довольно редко (рис. 108). Особенность плодового тела домового гриба — выделение капель жидкости (эксудата) на его поверхности, отчего гриб получил



Рисунок 108. Плодовое тело домового гриба — *Serpula lacrymans* (http://www.houby.humlak.cz).

название "плачущий". Меры борьбы с домовым грибом в основном профилактические: использование при строительстве сухой древесины, вентиляция помещений или обработка древесины антисептиками.

Семейство трутовиковые — *Polyporaceae* (*Poriaceae*)

Гименофор трубчатый, реже ячеистый. Плодовые тела — деревянистые толстые копытообразные или кожистые тонкие черепитчато-расположенные, многолетние и однолетние. Сапротрофы и паразиты на деревьях. Грибница многолетняя, развивается в стволах деревьев, а на их поверхности формируются плодовые тела, которые обычно прикрепляются боком к субстрату.

Настоящий трутовик (*Fomes fomentarius*) — типичный представитель этого семейства, часто развивается на мертвых или сильно ослабленных деревьях, особенно на берёзах. Он имеет крупные копытообразные многолетние базидиомы, прикреплённые к субстрату боковой стороной (рис. 109). Поверхность плодового тела серая с концентрическими зонами, которые отмечают ежегодный рост плодового тела. По ним до известной степени можно судить о его возрасте. На нижней стороне плодового тела расположен оливково-коричневый или ржаво-коричневый гименофор, состоящий из системы тесно сближенных вертикально расположенных трубочек. Нижний конец трубочек открытый. Внутренняя полость трубочек выстлана гимением, состоящим из булавовидных базидий с четырьмя базидиоспорами на длинных стеригмах, базидиол и длинных шиловидных цистид (рис. 109). Базидиоспоры после созревания отбрасываются в полость трубочки и через её свободный открытый конец выпадают наружу. В связи с этим трубочки трутовиковых грибов всегда ориентированы строго вертикально к поверхности земли. Гименофор многолетних трутовиков ежегодно обновляется. Весной прошлогодние трубочки начинают зарастать мицелиальным сплетением, постепенно уплотняющимся, и в нём формируется новый трубчатый гименофор, начинающий функционировать во второй половине лета. Настоящий трутовик — космополит, широко распространённый в лесных зонах земного шара. Вызывает мраморную гниль древесины. Вначале развивается сер-

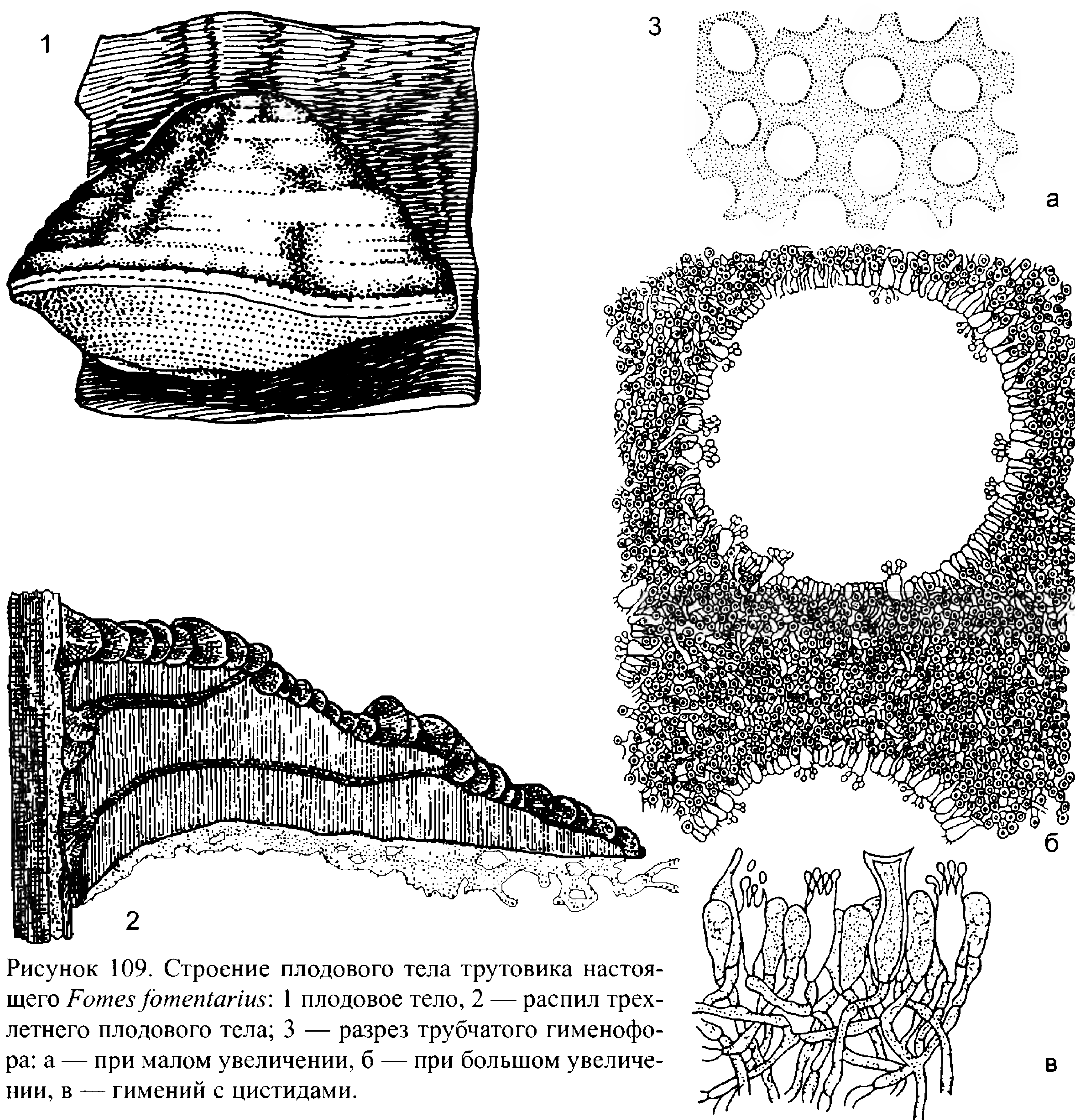


Рисунок 109. Строение плодового тела трутовика настоящего *Fomes fomentarius*: 1 плодовое тело, 2 — распил трехлетнего плодового тела; 3 — разрез трубчатого гименофора: а — при малом увеличении, б — при большом увеличении, в — гимений с цистидами.

дцевинная светло-желтая, затем белая гниль с черными линиями, отделяющими загнившую древесину от здоровой. Древесина в пораженных местах делается ломкой и в конечном итоге распадается на пластинки по годичным кольцам.

Семейство фомитопсидные — *Fomitopsidaceae*

Гименофор лабиринтовидный в виде переплетающихся складок. Сапротрофы на древесине. Дубовая губка (*Daedalea quercina*) растёт на мёртвых стволах и пнях широколиственных пород. Особенно часто её пробковатые плодовые тела светло-древесинного цвета встречаются на дубовых пнях. Гименофор типичный, лабиринтовидный, из толстых переплетающихся складок, бархатистый на ощупь. Базидиомы дубовой губки однолетние (рис. 110). Вызывает тёмно-бурую гниль стволов дуба и бука.

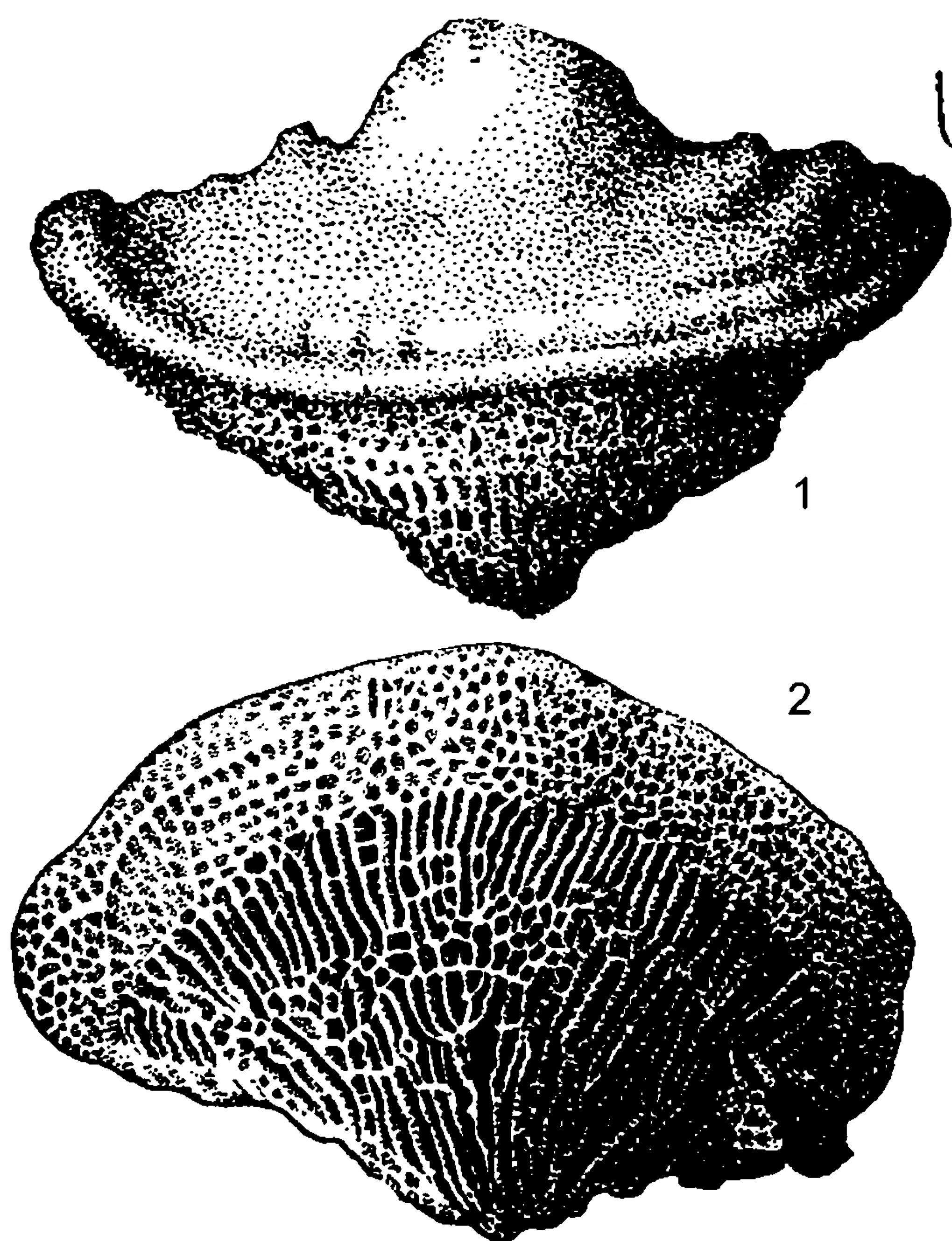


Рисунок 110. Дубовая губка — *Daedalea quercina* 1 — общий вид, 2 — лабиринтовидный гименофор.

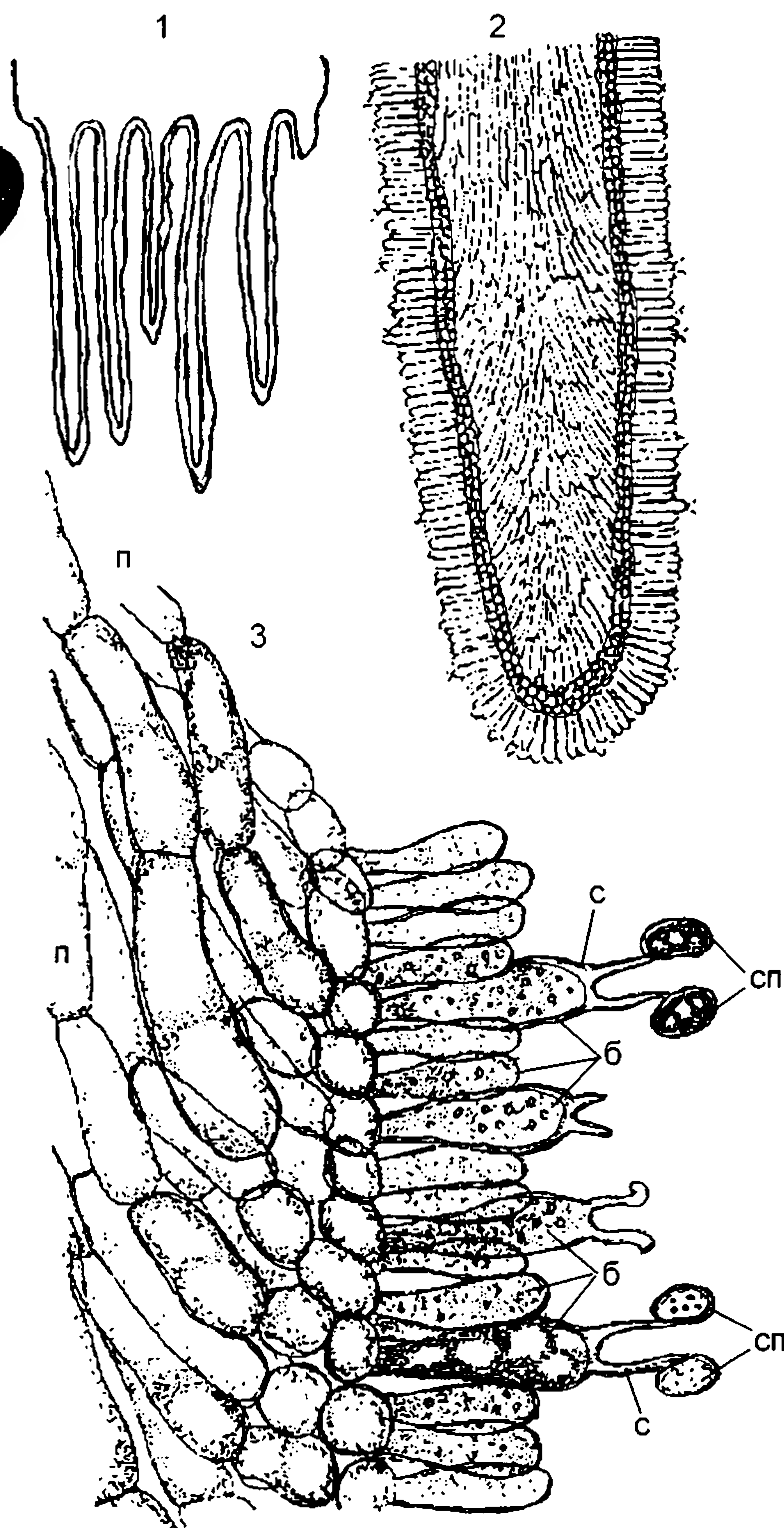


Рисунок 111. Строение пластинчатого гименофора: 1 — 2 разрез пластинчатого гименофора *Agaricus*; 3 — гимениальный слой (базидии — б, стеригмы — с, споры — сп, ткань пластинки — п).

Порядок кантарелловые или лисичковые — *Cantharellales*

Базидиомы шляпковидные, гименофор из правильных толстых складок, спускающихся на ножку или шипиков. Сапротрофы на почве или симбиотрофы (микоризные грибы).

Семейство лисичковые — *Cantharellaceae.* Гименофор складчатый. На почве в лесах очень часто и обильно встречается лисичка жёлтая, или обыкновенная (*Cantharellus cibarius*).

Семейство гидновые — *Hydnaceae.* Гименофор шиповидный. Рассматривается как результат конвергентного сходства с настоящими ежовиковыми

(порядок *Hericiales*, см. стр.). Ежовик желтый (*Hydnum repandum*) растет на почве в лесах. Съедобен (рис. 104).

Группа агарикоидные гименомицеты

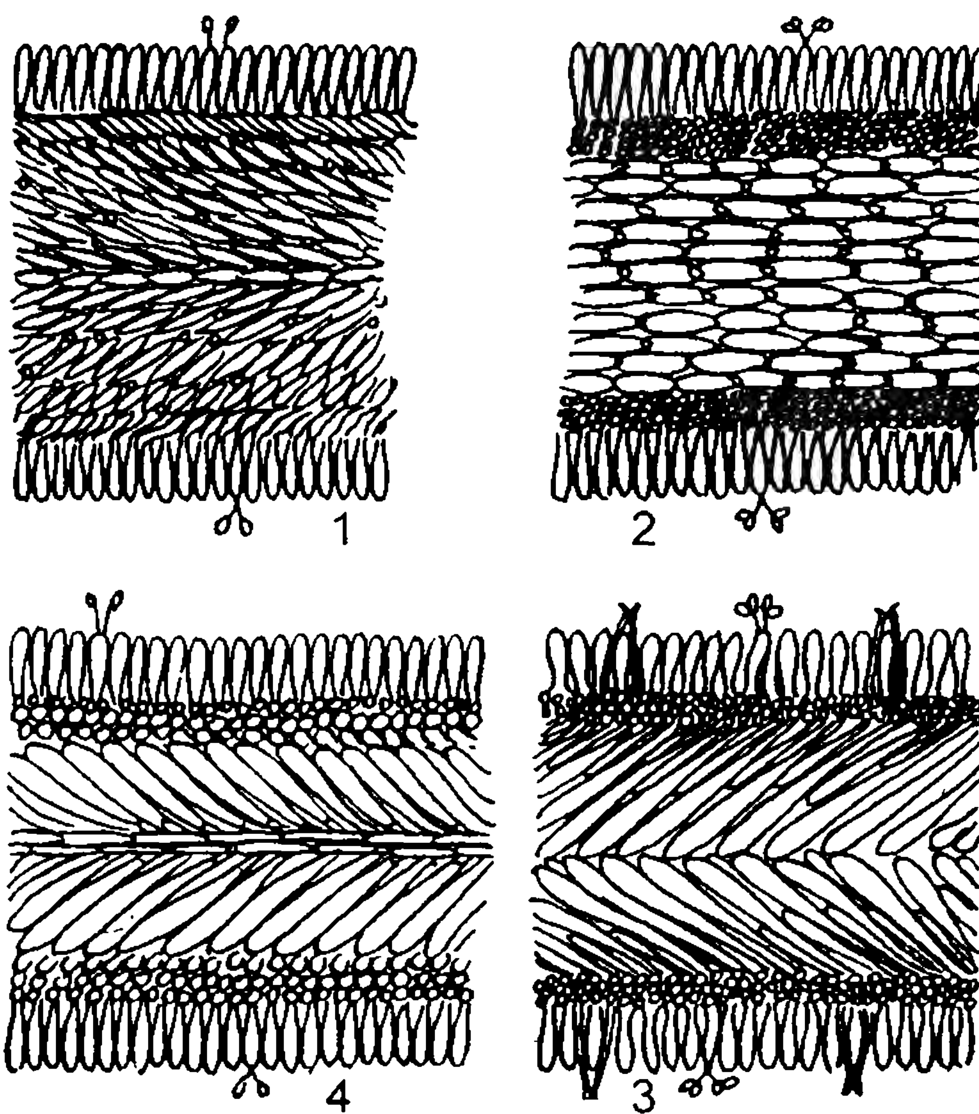


Рисунок 112. Типы трамы у агариковых грибов: 1 — неправильная; 2 — правильная; 3 — перевернутая; 4 — билатеральная.

Плодовые тела мягко мясистые, однолетние, состоят из шляпки и ножки. Реже имеют хрящеватую консистенцию и боковую ножку. Сидячие плодовые тела характерны для некоторых агарикоидных грибов, растущих на древесине, например видов рода вешенка *Pleurotus* (рис. 100). Гименофор пластинчатый, расположен в виде радиально расходящихся от ножки пластинок на нижней стороне шляпки.

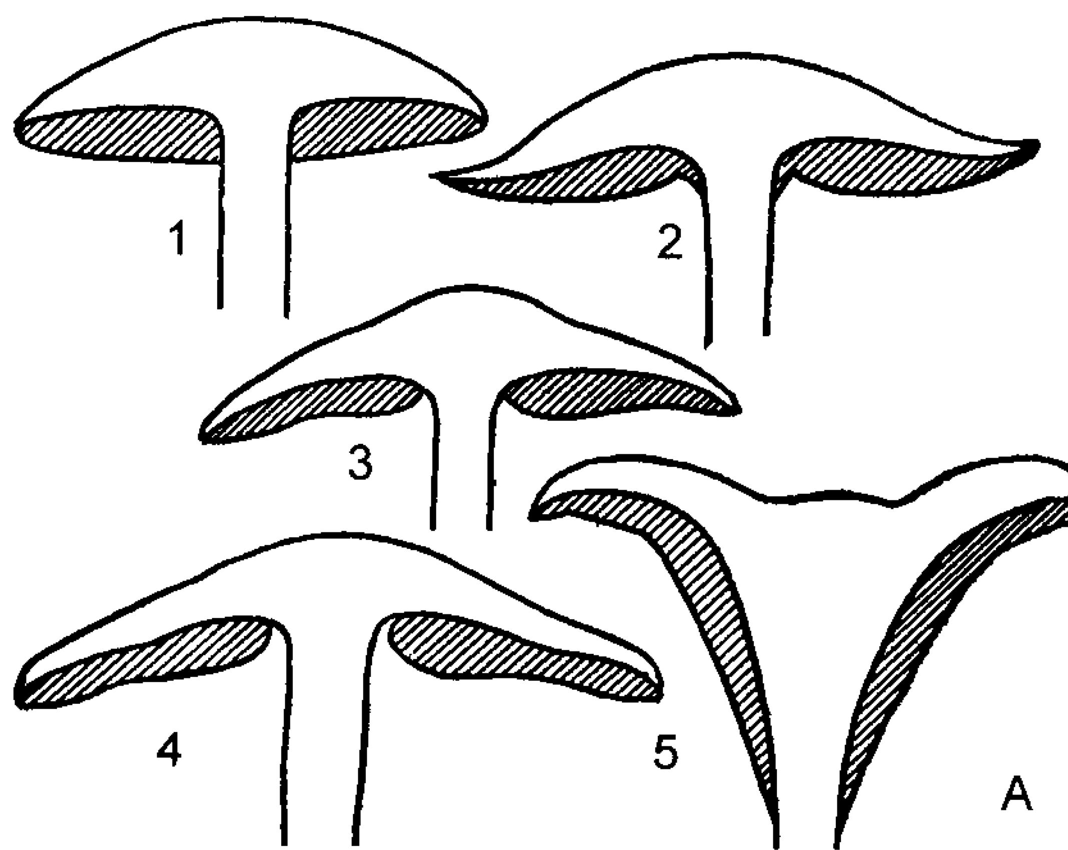
Поверхность пластинок покрыта гимением. В сечении пластинки имеют вид конуса (рис. 111). Центральная стерильная часть пластинки, состоящая из сплетения гиф, называется *трамой*, и её признаки имеют систематическое значение при выделении семейств агариковых грибов (рис. 112). У одного порядка — болетовых (*Boletales*) гименофор трубчатый, связанный по происхождению с пластинчатым гименофором.

Тип расположения пластинок по отношению к ножке различен, имеет важное систематическое значение и играет большую роль при определении агариковых шляпочных грибов. Пластинки бывают свободными, не достигающими ножки или достигающими ножки, но не прикрепленными к ней, они могут прикрепляться к ножке всем краем или зубцом и, наконец, есть пластинки, нисходящие по ножке (рис. 113).

По особенностям развития гименофора плодовые тела агариковых грибов подразделяют на два типа. У части видов гименофор залагается открыто: это — **гимнокарпные** плодовые тела, характерные для большинства видов рода сыроежек (*Russula*), говорушек (*Clitocybe*) и др. У другой группы видов гименофор сначала прикрыт сплетением гиф — **покрывалом,** которое к моменту созревания базидиоспор всегда разрывается, обнажая гимений. Это **гемиангиокарпные** плодовые тела.

Имеются два типа покрывал: **общее** и **частное** и соответственно три типа гемиангиокарпных плодовых тел агариковых грибов — с общим покрывалом (например, род поплавок *Amanitopsis*) (рис. 121, *2*), с частным покрывалом (род шампиньон — *Agaricus*) и с обоими покрывалами (род мухомор — *Amanita*) (рис. 121, *3*, 122).

Частное покрывало хорошо выражено у культивируемого шампиньона двуспорового (*Agaricus bisporus*). Оно имеет вид пленки, натянутой между краем шляпки и ножкой и прикрывающей молодые пластинки. К моменту созревания



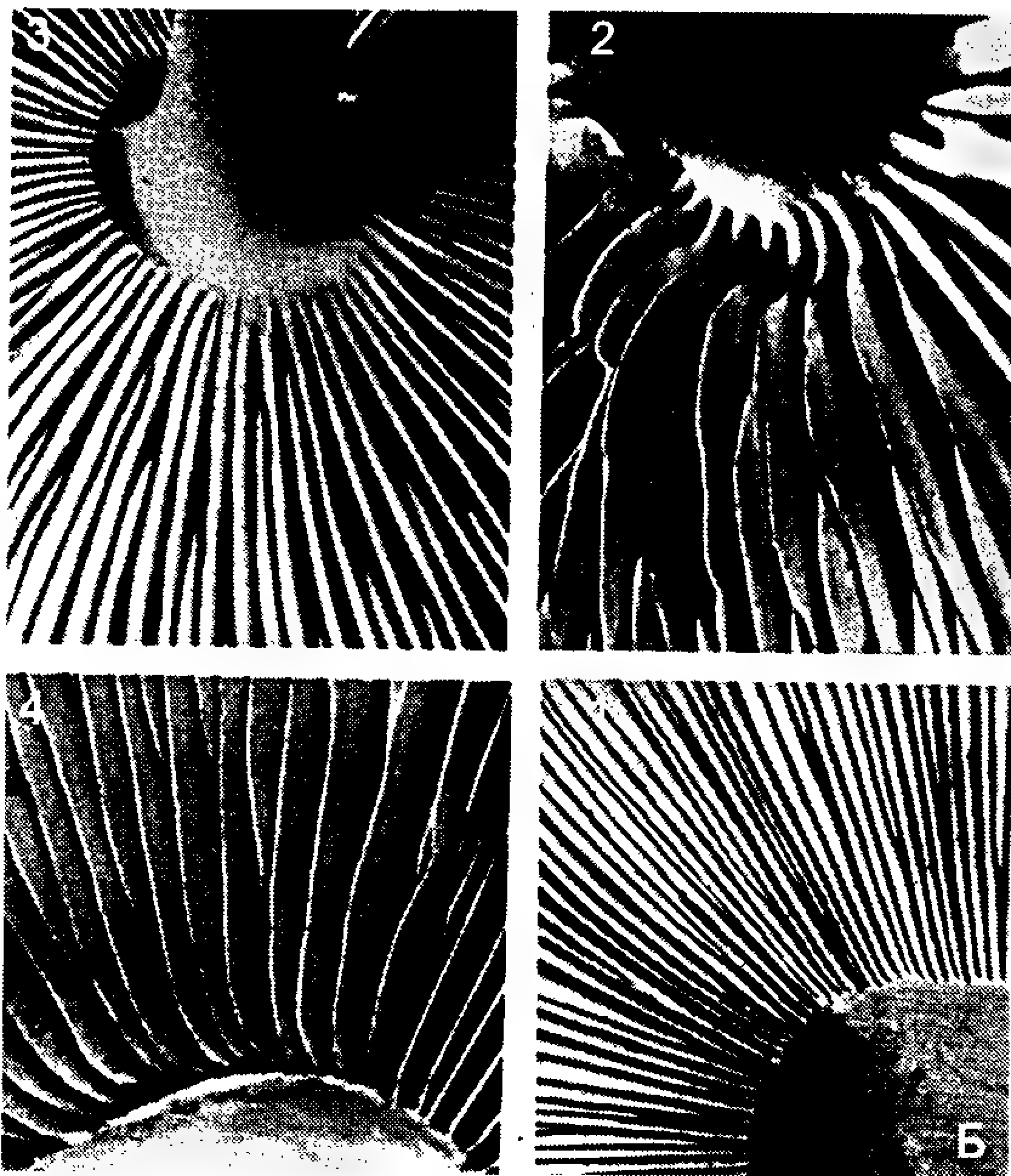


Рисунок 113. Типы прикрепления пластинок у агариковых грибов (А — схема, Б — фото): 1 — прикрепление к ножке всем краем; 2 — прикрепление зубцом; 3–4 — свободные пластинки; 5 — нисходящие по ножке.

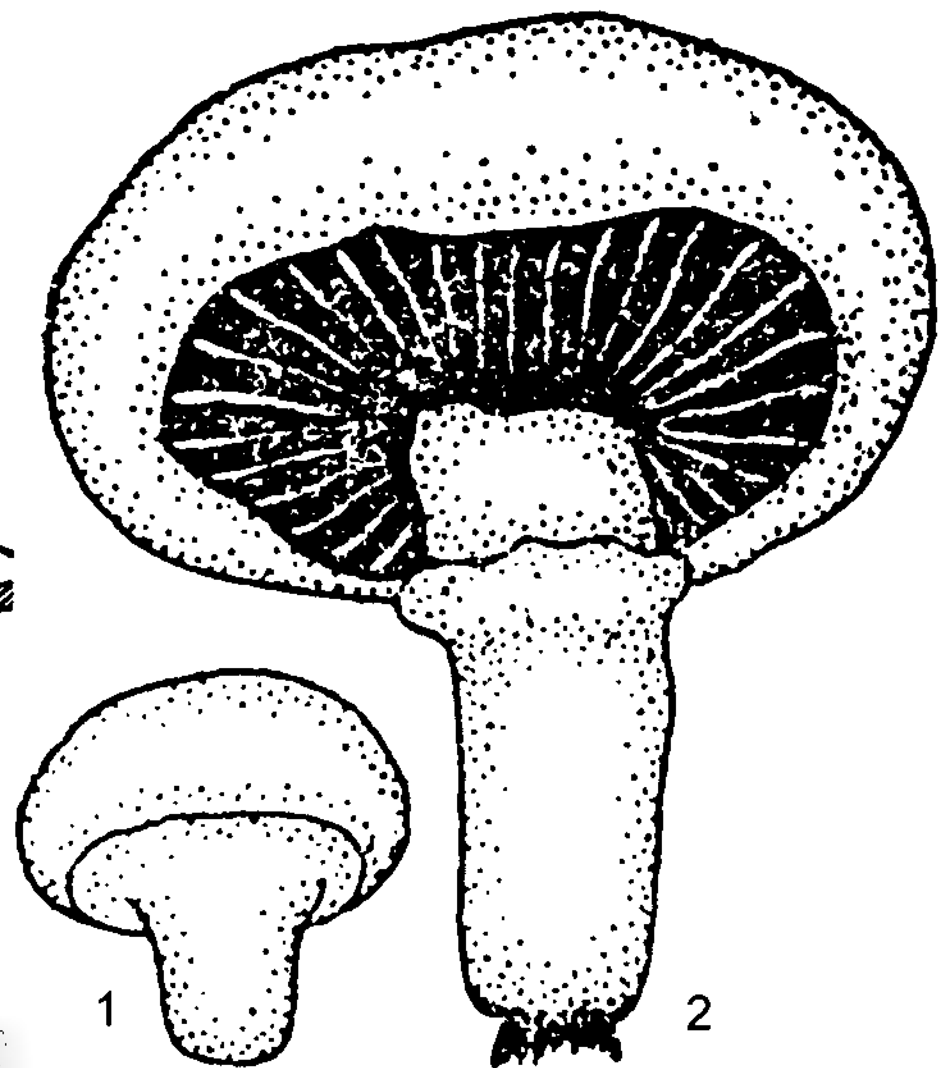


Рисунок 114. Развитие плодового тела агарикового гриба с частным покрывалом: 1 — молодое плодовое тело с частным покрывалом, закрывающим гимений; 2 — зрелое плодовое тело с кольцом на ножке — остатком частного покрывала.

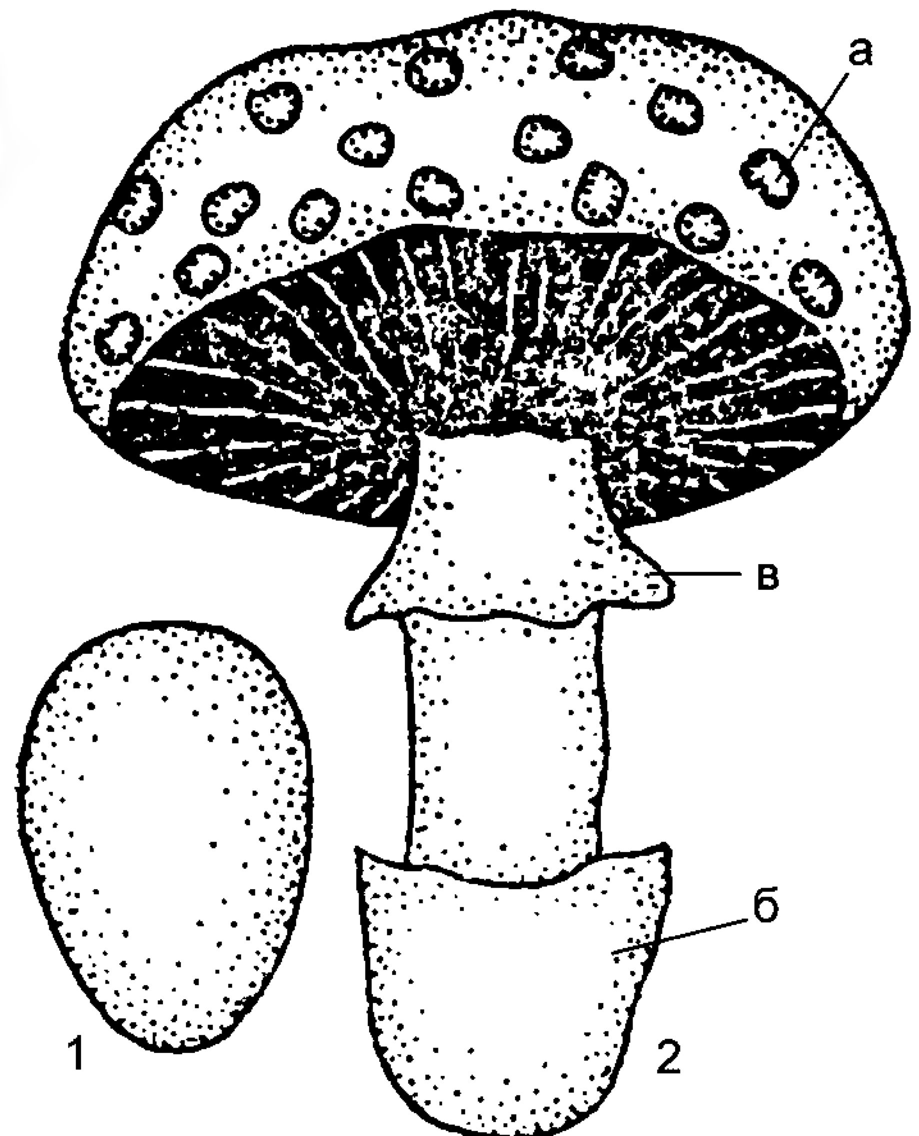


Рисунок 115. Развитие плодового тела агарикового гриба с общим и частным покрывалом: 1 — молодое плодовое тело, одетое общим покрывалом; 2 — зрелое плодовое тело: а, б — остатки общего покрывала в виде чешуек на шляпке и влагалище у основания ножки, в — кольцо на ножке — остаток частного покрывала.

базидиоспор шляпка, первоначально прижатая краем к ножке, раскрывается, и частное покрывало, разрываясь, остаётся в виде кольца на ножке и иногда в виде бахромы по краю шляпки (рис. 114).

Общее покрывало, наряду с частным, хорошо выражено у красного мухомора (*Amanita muscaria*). Оно покрывает всё молодое плодовое тело, которое в этот период своего развития имеет форму яйца или неправильного шара. При разрастании плодового тела общее покрывало разрывается и остается в виде воротника — **вольвы** или влагалища — у основания ножки и в виде белых хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки (рис. 115).

По комплексу признаков, включающих окраску спор, тип прикрепления пластинок к ножке, наличие общего и частного покрывала, типу трамы и другим признакам в группе агарикоидных гименомицетов выделяют 3–7 порядков. Основные из них следующие.

Порядок болетовые — *Boletales*

Гименофор трубчатый, легко отделяющийся от мякоти плодового тела, споровый порошок бурый или желтый. Порядок включает 5 семейств, 17 родов и около 250 видов грибов, большинство которых — микоризообразователи. Исключительно обитатели лесов. Сюда относятся белый гриб *Boletus edulis*, подосиновик *Leccinum aurantiacum*, подберезовик *L. scabrum* (сем. *Boletaceae*), виды рода маслёнок *Suillis* (сем. *Suillaceae*), свинушка *Paxillus* (сем. *Paxillaceae*) и др. Молекулярно-генетические исследования подтвердили монофилию порядка *Boletales*.

Порядок пластинчатые или агариковые — *Agaricales*

Крупный порядок, вероятно полифилетический, включающий пластинчатые грибы. В разных системах включает от 12 до 16 и более семейств.

Семейство шампиньоновые или агариковые — *Agaricaceae*

Пластинки свободные. Окраска спор от белой (у видов рода зонтик *Lepiota*) до чёрно-бурой (род шампиньон —*Agaricus*). Всегда имеется частное покрывало, оставляющее на ножке кольцо, реже чешуйки. Типичные представители — шампиньон полевой (*A. campester*) и очень крупный гриб-зонтик пёстрый, или большой (*Macrolepiota procera*), высота которого достигает 30 см, а диаметр шляпки — до 25 см (рис. 116).



Рисунок 116. *Macrolepiota procera* — гриб зонтик пестрый или большой (http://www.comune.roana.vi.it).

Семейство навозниковые — *Coprinaceae*

Пластинки приросшие или нисходящие, редко свободные, обычно чёрные от созревающих спор. Есть виды и с общим и с частным покрывалами, обычно быстро исчезающими. Шляпки плодовых тел яйцевидные или цилиндрические. В основном сапротрофы на богатой перегноем почве. Род навозник (*Coprinus*) — самый обширный и отличается тем, что его пластинки при созревании спор расплываются, или автолизируются, а споры разносятся насекомыми. Крупный навозник белый, или лохматый (*C. comatus*) обычен на газонах скверов и парков, на унавоженной почве. Молодой, чисто белый гриб съедобен (рис. 117).



Рисунок 117. *Coprinus comatus* — навозник белый или лохматый (http://www.grzyby.pl)

Семейство рядовковые — *Tricholomataceae*

Самое обширное семейство в порядке, включающее около 62 родов. Пластинки приросшие или нисходящие, споровый порошок светлоокрашенный (белый, кремовый, бледно-буроватый). Среди рядовковых встречаются виды почти из всех экологических групп гименомицетов. Наиболее крупные роды: рядовка *Tricholoma* (рис. 118), говорушка *Clitocybe*, коллибия, или денежка *Collybia*. Сюда же относится широко известный опёнок осенний *Armillariella mellea* (рис. 119).

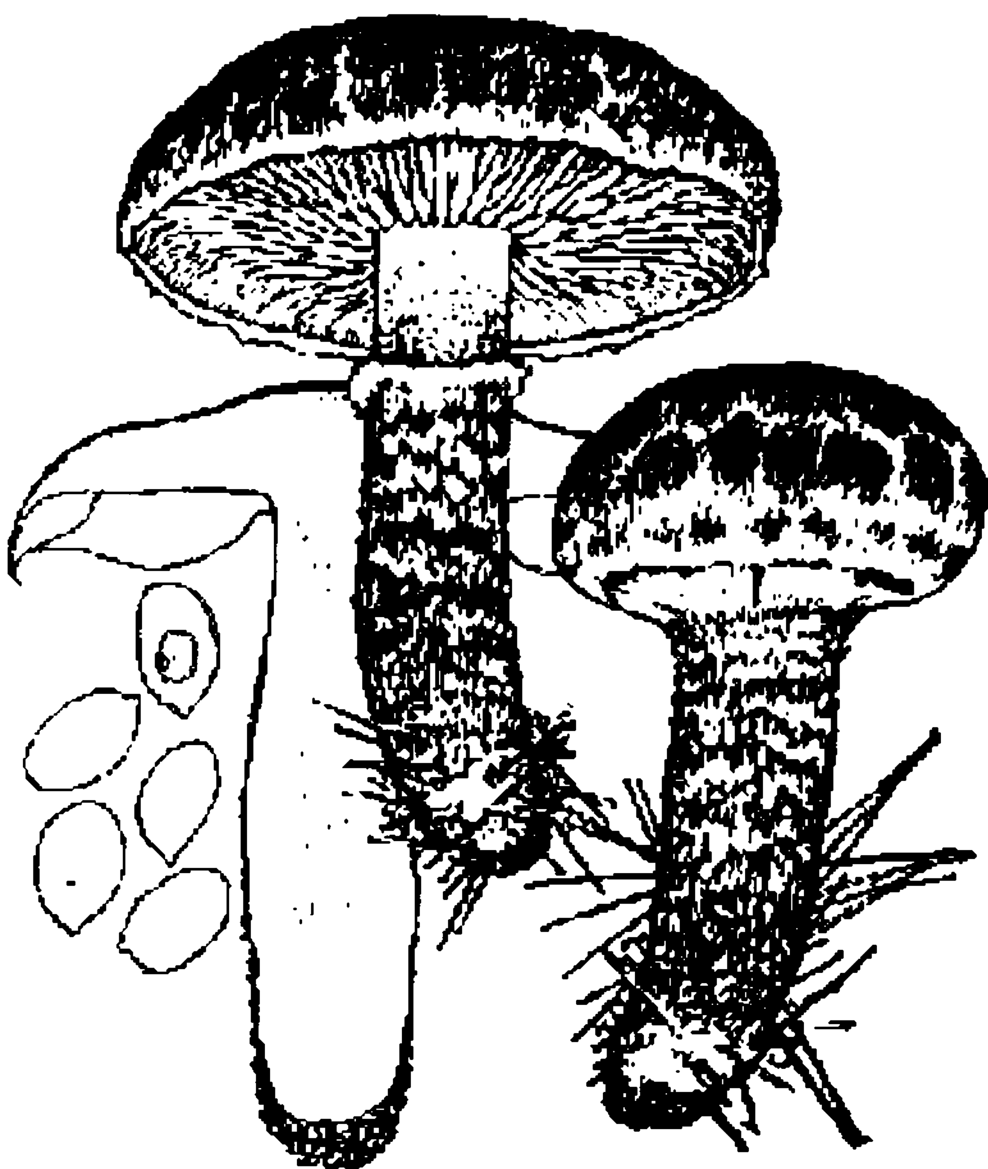


Рисунок 118. Рядовка наземная — *Tricholoma terreum* (http://www.micologia.net).

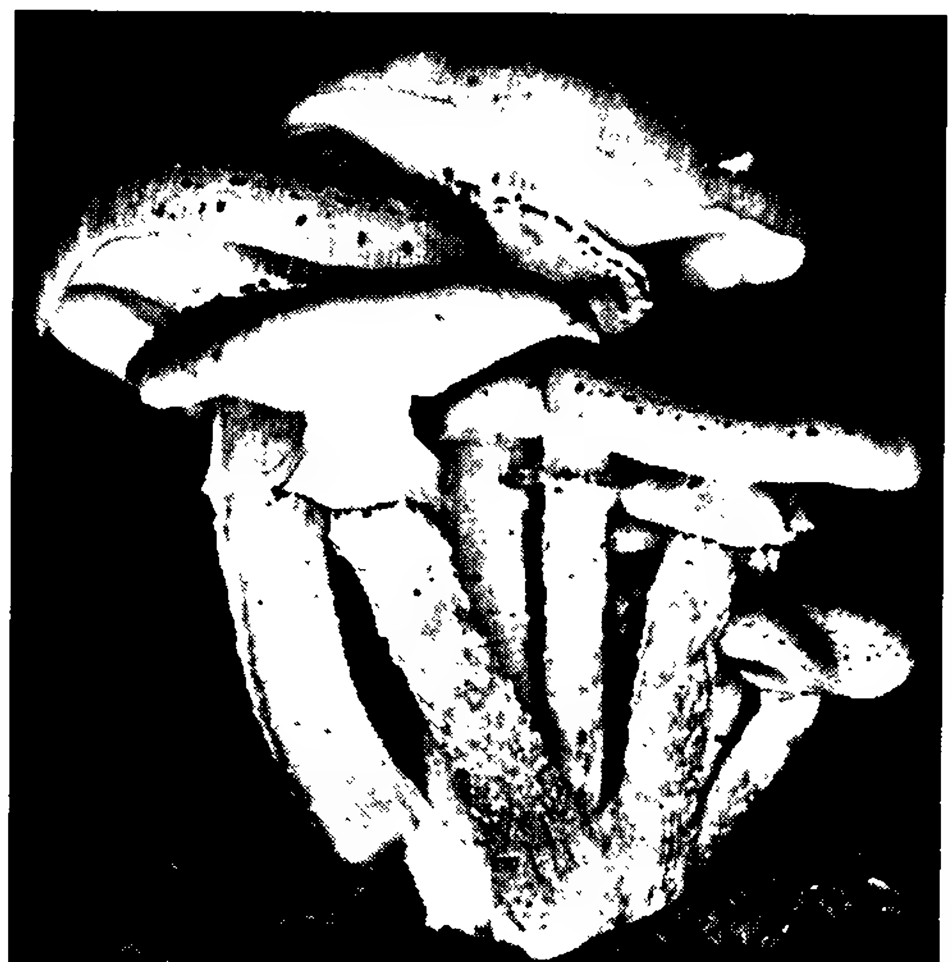
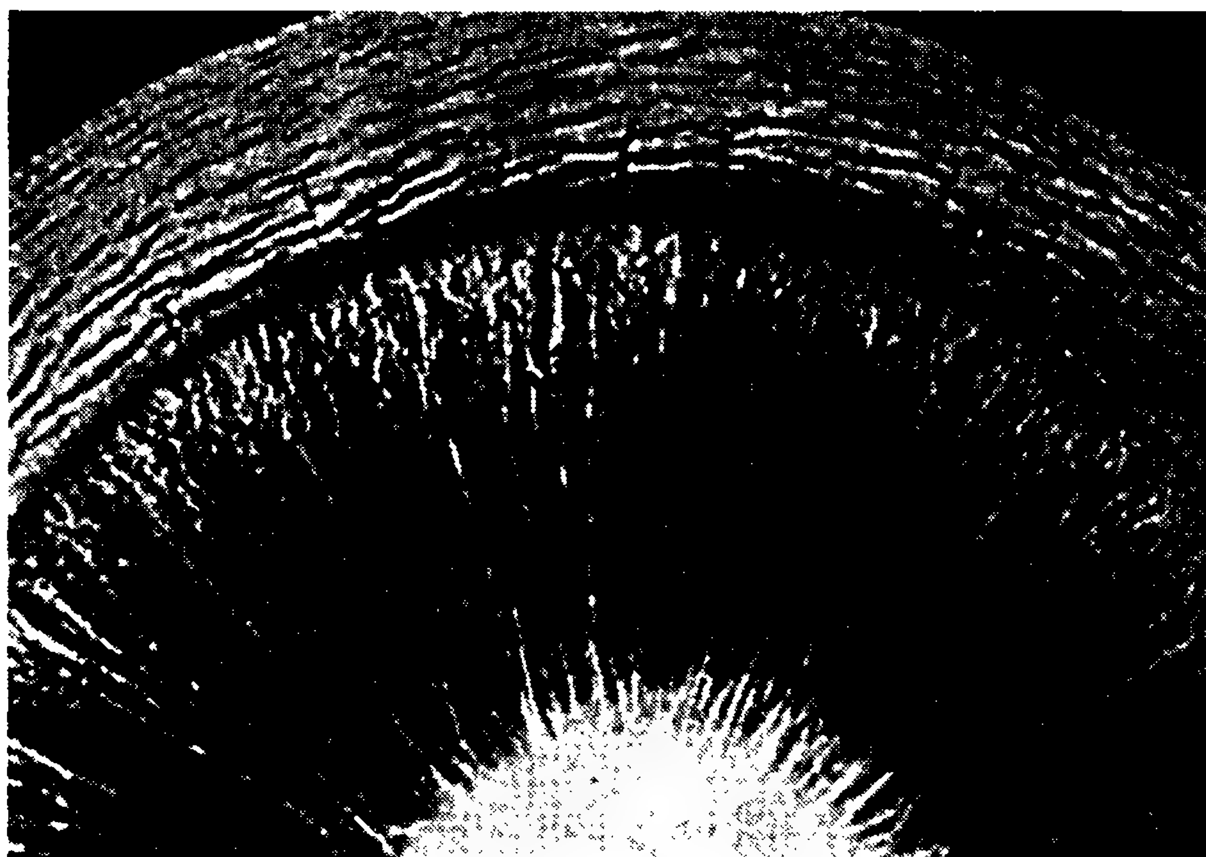


Рисунок 119. Опёнок осенний — *Armillariella mellea*.

Семейство паутинниковые — *Cortinariaceae*[1]

Базидиомы с правильной шляпкой и центральной ножкой. Пластинки приросшие. Гименофор, хотя бы на начальных стадиях развития закрыт покрывалом, чаще общим, или реже частным и общим. Покрывала паутинистые, у многих видов на зрелых базидиомах, плохо заметные, в основном, в виде полос или пятен, на ножке. Пластинки или споровый порошок желто-охристо-буроватые. Большинство видов микоризообразователи. Встречаются в различных типах леса. Семейство включает более 500 видов. Большая часть видов семейства несъедобны. Основной род паутинник — *Cortinarius* (рис. 120) . Среди его видов известны смертельно ядовитые. К ним относятся паутинник плюшевый, или горный (*C.orellanus*) с оранжево-желтой шляпкой и паутинник красноватый, или красивейший (*C. rubellus*) с оранжево-красновато-бурой шляпкой и оранжево-охристой мякотью с редечным запахом. Съедобны паутинник, или приболотник желтый(*C. triumphans*) и паутинник красный, или браслетчатый (*C. armillatus*) с многочисленными ярко-красными пленчатыми поясками на ножке.

1


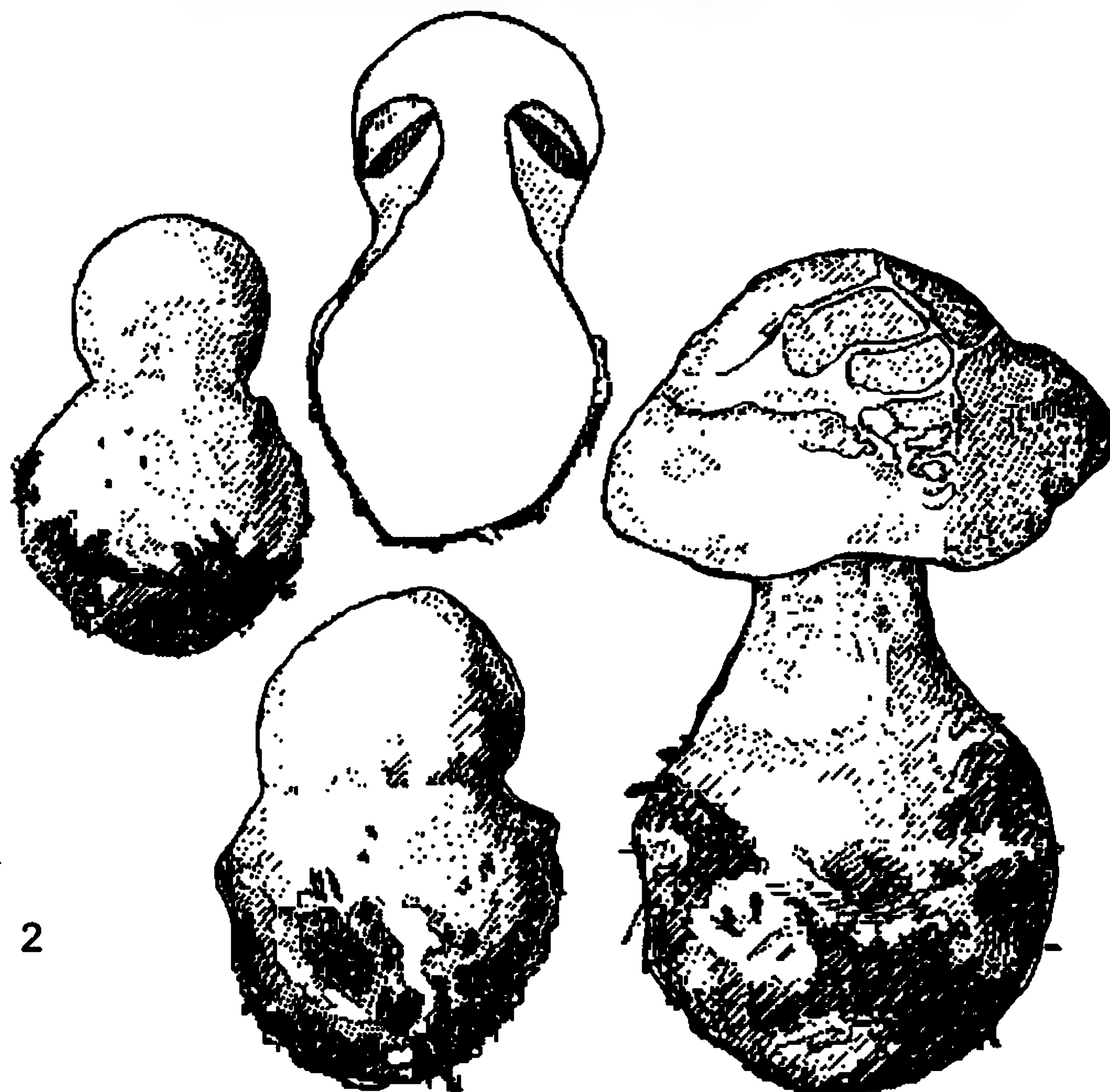
2


Рисунок 120. *Cortinarius* — паутинник. 1 — паутинистое покрывало (кортина) плодового тела. 2 — стадии развития плодового тела.

[1] В системе Петерсена (Petersen, 2001) выделено в ранг порядка *Cortinariales*.



Рисунок 121. Виды семейства аманитовых: 1 — плютей олений *Pluteus cervinus*, 2 — поплавок *Amanitopsis*, 3 — цезарский гриб *Amanita cesarea*.



Рисунок 122. Мухомор красный — *Amanita muscaria*.

Порядок мухоморовые — *Amanitales*

Пластинки свободные, споровый порошок белый или кремовый. У большинства имеется общее и частное покрывала. В основном микоризообразователи. Известны три рода. Центральный род — мухомор *Amanita* (рис. 121–*3*, 122), который включает ряд ядовитых видов. Среди них бледная поганка (*A. phalloides*) и мухомор вонючий, или белая поганка (*A. virosa*) смертельно ядовиты. Токсические вещества — фаллоидин и аманитин — относятся к группе полипептидов. Признаки отравления проявляются через 6–12 часов, когда помочь пострадавшему уже трудно, и это усугубляет опасность и вредоносность этих грибов. Несколько менее ядовиты и опасны мухоморы: поганковидный *A. mappa*, пантерный *A. pantherina*, порфировый *A. porphyria* и красный *A. muscaria* (рис. 122).

Порядок сыроежковые — *Russulales*

Пластинки приросшие, при созревании почти свободные. Споры белые или кремовые, с сильно орнаментированной оболочкой (рис. 123). Мякоть плодовых тел хрупкая и состоит из тонких и толстых гиф. Включает два рода и около

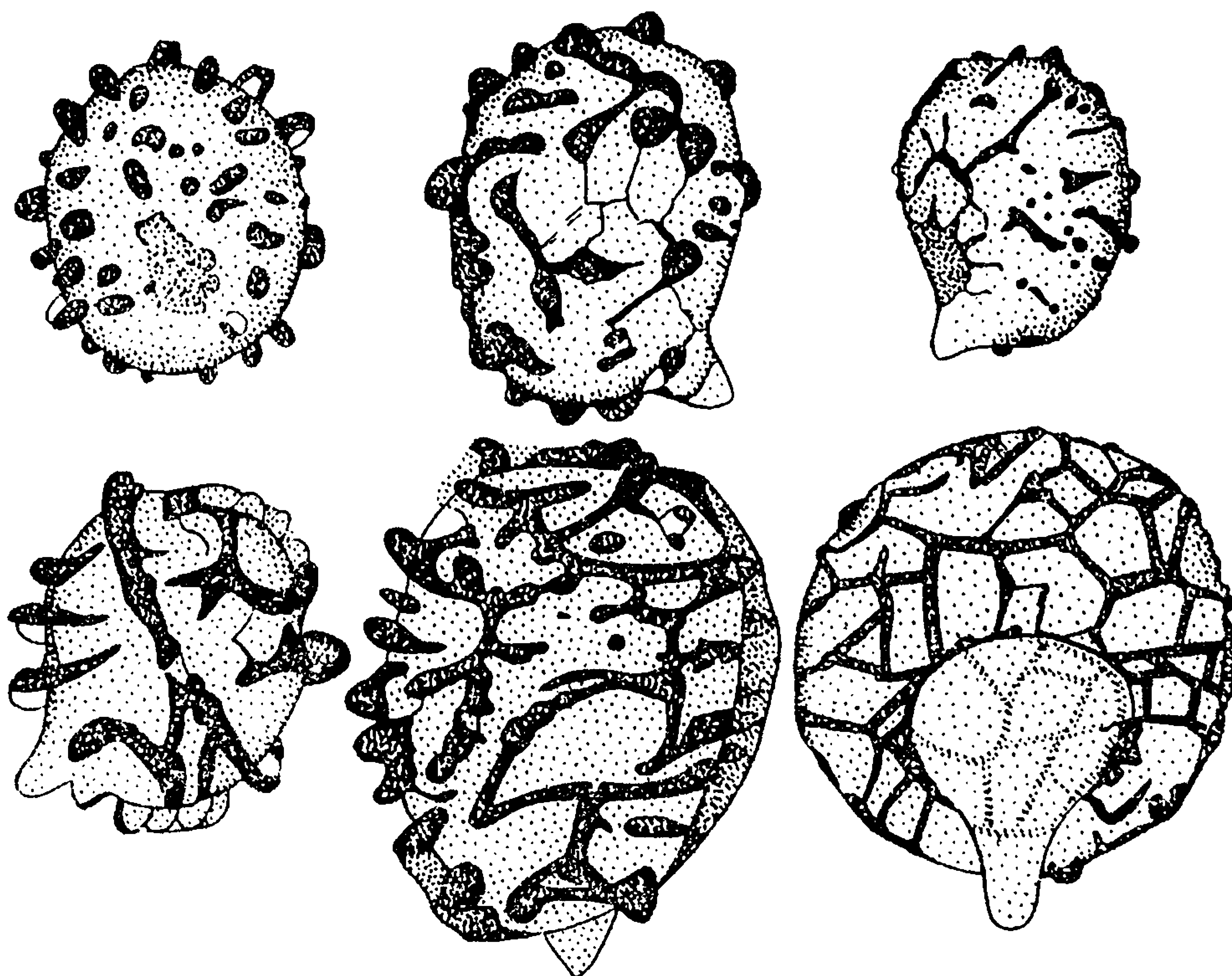


Рисунок 123. Споры видов семейства сыроежковых — *Russulaceae* с орнаментированной оболочкой.

230 видов, в основном микоризобразователей. Род млечник (*Lactarius*) включает около 80 видов, содержащих в мякоти млечный сок, например, рыжик *L. deliciosus*, волнушка розовая *L. torminosus*, груздь настоящий *L. resimus* и др. Второй род — сыроежка (*Russula*) — включает около 150 видов, не содержащих млечного сока, например, сыроежка пищевая (*R. vesca*) с красновато-бурой мясистой шляпкой.

Гастеромицеты (гастероидные базидиомицеты)

Плодовые тела замкнуты до полного созревания базидиоспор — **ангиокарпные.** Гимениальный слой находится внутри и к моменту созревания базидиоспор почти всегда разрушается. У некоторых гастеромицетов внутри плодовых тел базидии располагаются беспорядочно на гифах. Базидиоспоры освобождаются из плодового тела уже после их отделения от базидий в результате местного разрыва или общего разрушения оболочки базидиом. Большинство гастеромицетов — почвенные сапротрофы, некоторые образуют микоризу с древесными породами. Растут гастеромицеты в самых различных биоценозах: в лесах, на лугах, в степях и пустынях.

Гастеромицеты объединяют около 1000 видов, относящихся к 110 родам (рис. 124). Среди них выделяют 4–5 порядков по особенностям строения и развития плодовых тел[1]. Основные порядки следующие.

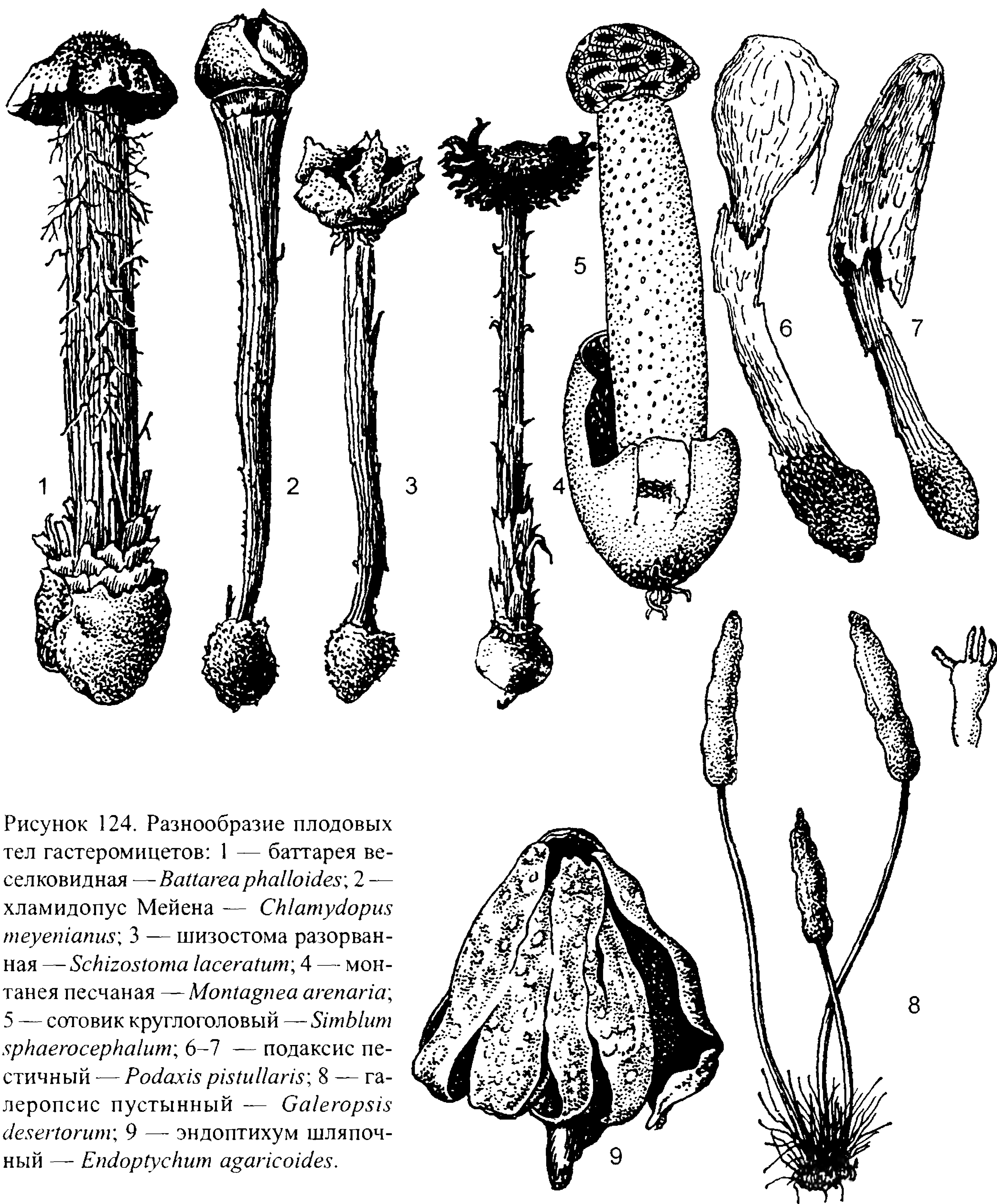


Рисунок 124. Разнообразие плодовых тел гастеромицетов: 1 — баттарея веселковидная — *Battarea phalloides*; 2 — хламидопус Мейена — *Chlamydopus meyenianus*; 3 — шизостома разорванная — *Schizostoma laceratum*; 4 — монтанея песчаная — *Montagnea arenaria*; 5 — сотовик круглоголовый — *Simblum sphaerocephalum*; 6–7 — подаксис пестичный — *Podaxis pistullaris*; 8 — галеропсис пустынный — *Galeropsis desertorum*; 9 — эндоптихум шляпочный — *Endoptychum agaricoides*.

[1] В 9-м издании "Dictionary of the Fungi" (2001) практически все роды и виды гастероидных гомобазидиомицетов распределены среди семейств порядков агарикоидных базидиомицетов, за исключением порядка *Phallales*

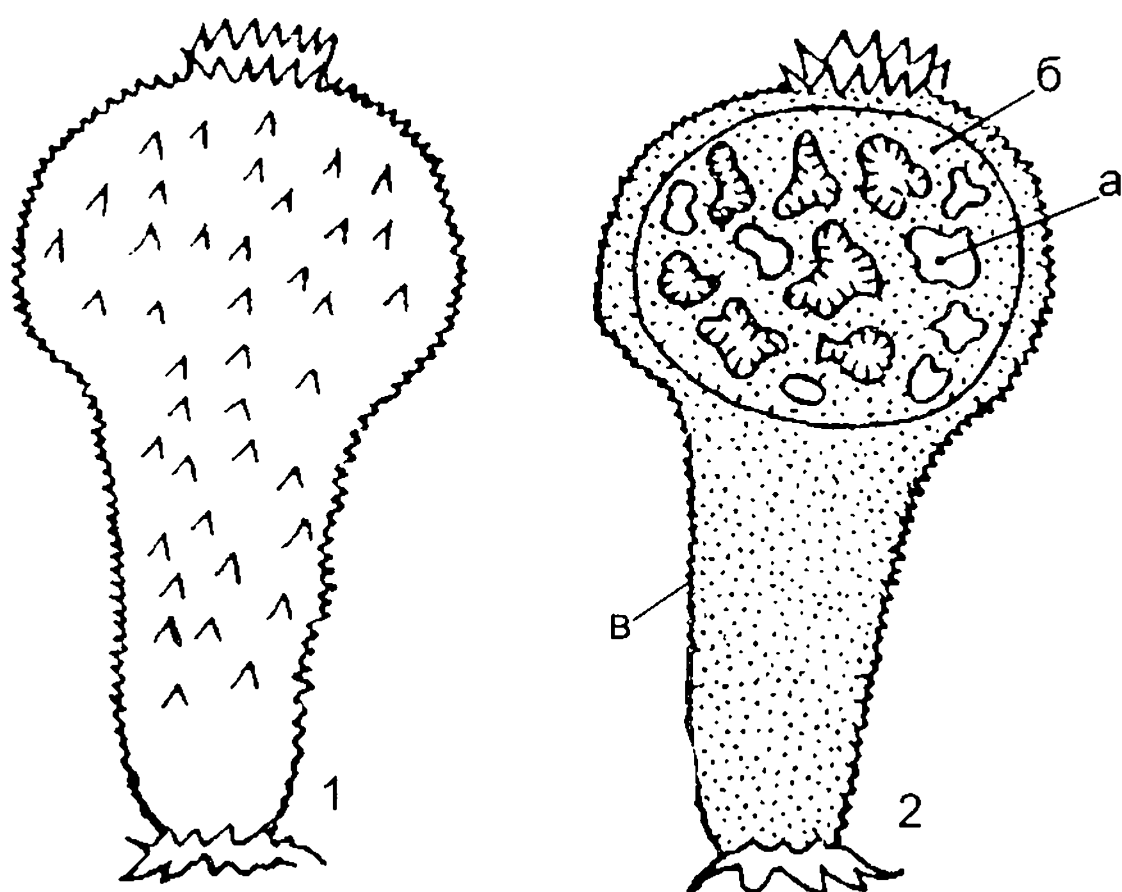


Рисунок 125. *Lycoperdon perlatum* — дождевик шиповатый: 1 — внешний вид плодового тела, одетого перидием; 2 — внутреннее строение: а — камеры, б — трамы, в — бесплодный столбик.

Порядок дождевиковые — *Lycoperdales*

Плодовые тела напочвенные, шаровидные, грушевидные, булавовидные или звездообразные, сидячие или со стерильным основанием, вытянутым в ножку.

Дождевик шиповатый (*Lycoperdon perlatum*) — один из самых широко распространённых видов этого порядка встречается на лугах, лесных полянах (рис. 125). Его плодовое тело имеет типичное для большинства гастеромицетов строение. Оно образуется на плотных белых шнурах, формируемых грибницей, находящейся в почве. Покрыто двуслойной оболочкой — **перидием,** состоящим из **экзо-** и **эндоперидия**.

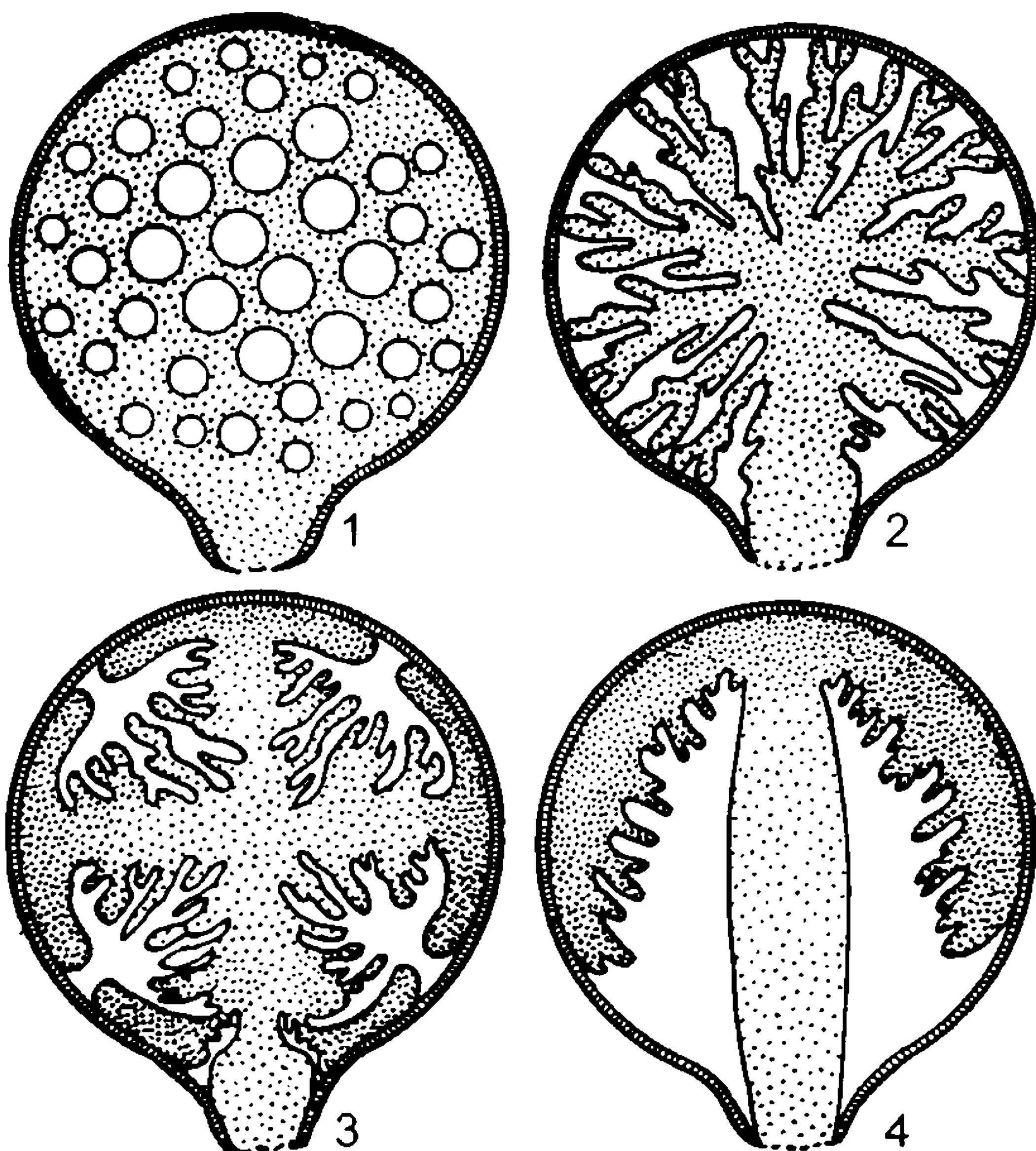


Рисунок 126. Типы глебы гастеромицетов: 1 — лакунарный, 2 — коралловидный, 3 — многошляпочный, 4 — одношляпочный.

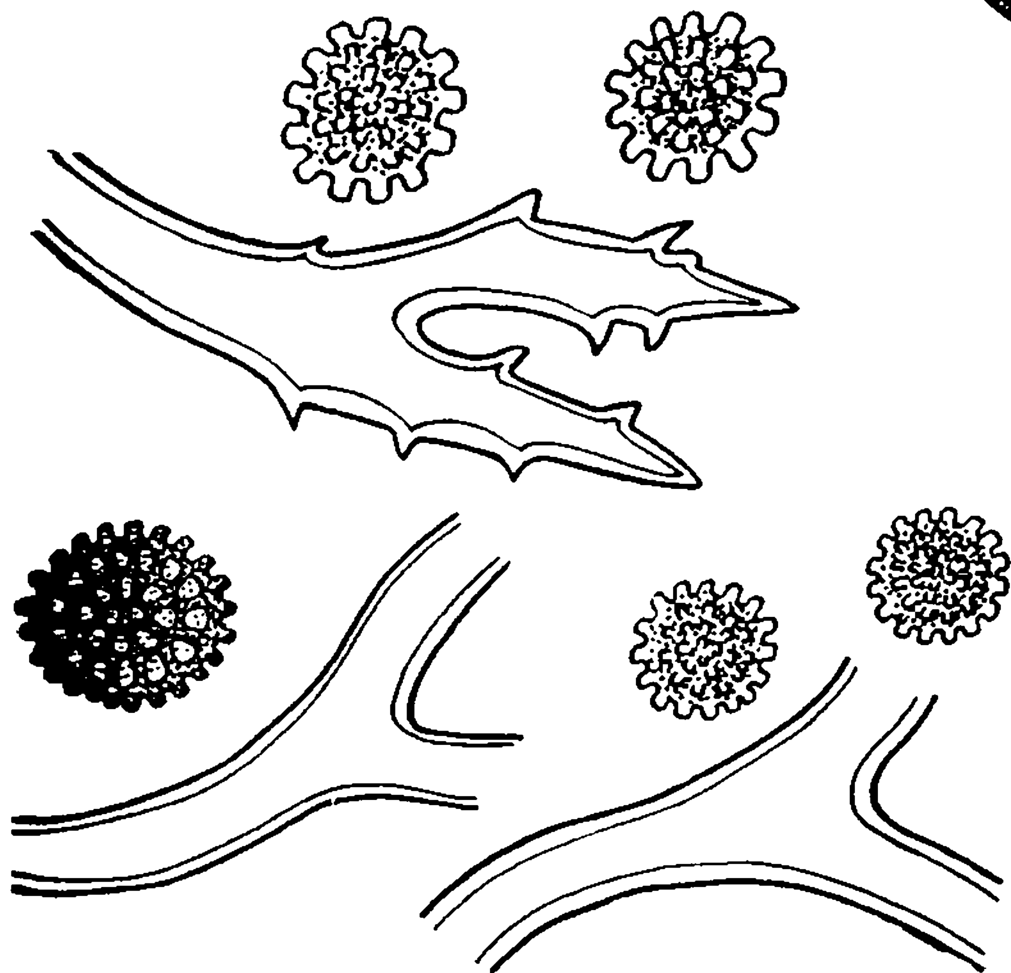


Рисунок 127. Споры и капиллиций гастеромицетов.

Экзоперидий не сплошной, а расположен на эндоперидии в виде групп шипов или бородавочек. Один большой шип окружен группой более мелких. Внутреннюю часть плодового тела называют **глебой**. Вначале она рыхлая, сероватая, однородная (рис. 126). Затем в глебе образуются полости, поверхность которых выстлана гимением. Он состоит из округлых, коротких, часто неправильной формы базидий, на которых

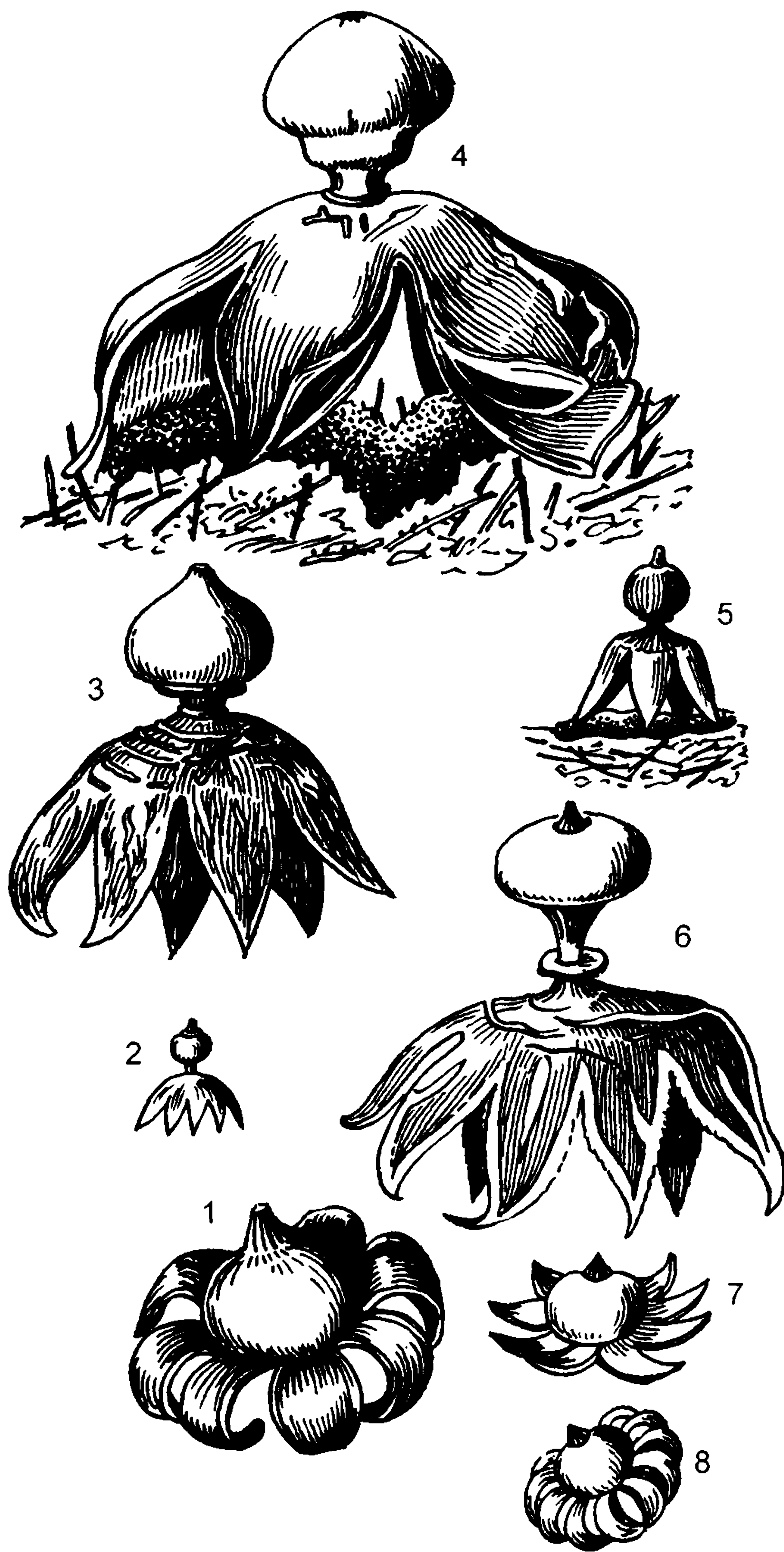


Рисунок 128. Виды звездовиков — *Geastrum*: 1 — каштаново-коричневый (*G. badium*), 2 — маленький (*G. minimum*), 3 —увенчанный (*G. coronatum*), 4 — сводчатый (*G. fornicatum*), 5 — четырехлопастный (*G. quadrifidum*), 6 — гребенчатый (*G. pectinatum*), 7,8 — полевой (*G. campestre*).

на длинных стеригмах формируются базидиоспоры. Бесплодные участки глебы, разделяющие полости, состоят из сплетения гиф и называются **трамой.** При созревании базидий трама разрушается. Тёмнооливковые базидиоспоры лежат внутри перидия свободно. Часть гиф трамы сохраняется и идёт на образование особых волокон — **капиллиция** (рис. 127), разрыхляющего массу спор. При полном созревании плодового тела эндоперидий разрушается на вершине, через это отверстие происходит освобождение базидиоспор при малейшем сотрясении плодового тела. Дождевик округлой формы, часто встречающийся на лесных полянах, лугах, местах выпаса скота — порховка (*Bovista plumbea*), известная под названием "дедушкин табак". Звездообразную форму имеют виды рода звездовик, или земляные звёздочки *Geastrum*, растущие на песчаной почве в хвойных лесах (рис. 128). Они первоначально также имеют округлую форму. При созревании экзоперидий звёздчато разрывается на лопасти, которые отгибаются книзу, и плодовое тело приобретает своеобразную форму буроватой звёздочки, лежащей на земле. В эндоперидии на вершине образуется отверстие, через которое рассеиваются споры (рис. 128).

Порядок ложнодождевиковые — *Sclerodermatales*

Плодовые тела шаровидные. Перидий чаще однослойный. Глеба плотная. Капиллиций не образуется. Наиболее широко распространены виды рода *Scleroderma*, особенно ложнодождевик обыкновенный (*S. aurantium*), часто встречающийся на почве в лесах. Он имеет плотную бородавчатую или растрескивающуюся оболочку и обладает пряным запахом. Гриб несъедобен, а в больших количествах даже ядовит.

Порядок гнездовковые — *Nidulariales*

Плодовые тела мелкие (0,5–1,5 см), чашевидные или воронковидные, прикрыты сверху перидием. В них лежат как яйца в гнезде округлые тела — **перидиоли,** содержащие внутри базидиоспоры (рис. 130). Капиллиций отсутствует. Перидиоли выпадают из плодовых тел целиком, и базидиоспоры освобождаются лишь после разрушения их оболочек. В основном сапротрофы на растительных остатках, древесине. На мелком валежнике часто встречаются виды родов: бокальчик *Cyathus*, круцибулюм *Crucibulum*, гнездовка *Nidularia* и сфероболус *Spaerobolus* с одной активно отбрасываемой перидиолей (рис. 129, 130).

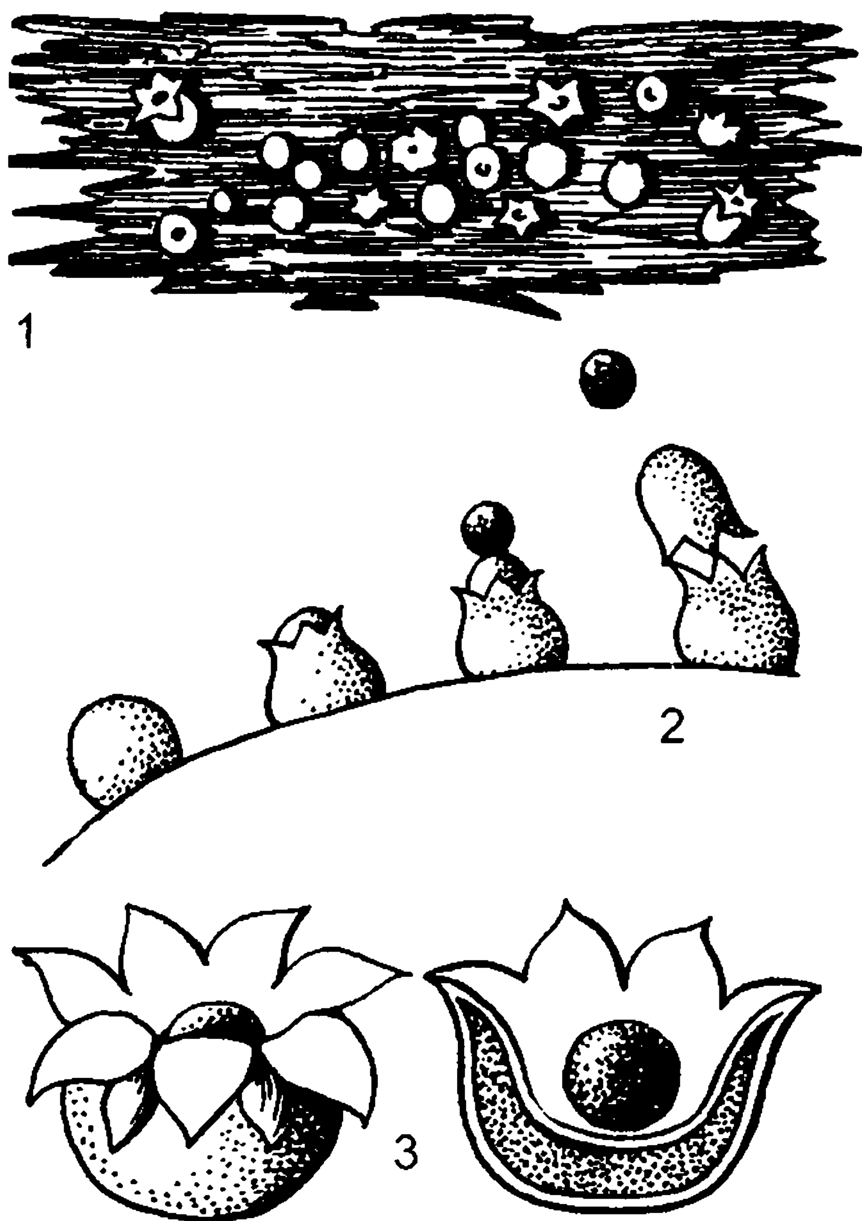


Рисунок 129. Сфероболус *Sphaerobolus*. Схема строения плодового тела и схема механизма отбрасывания глебы: 1 — внешний вид плодовых тел на субстрате; 2 — последовательные стадии отбрасывания перидиоли; 3 — плодовое тело

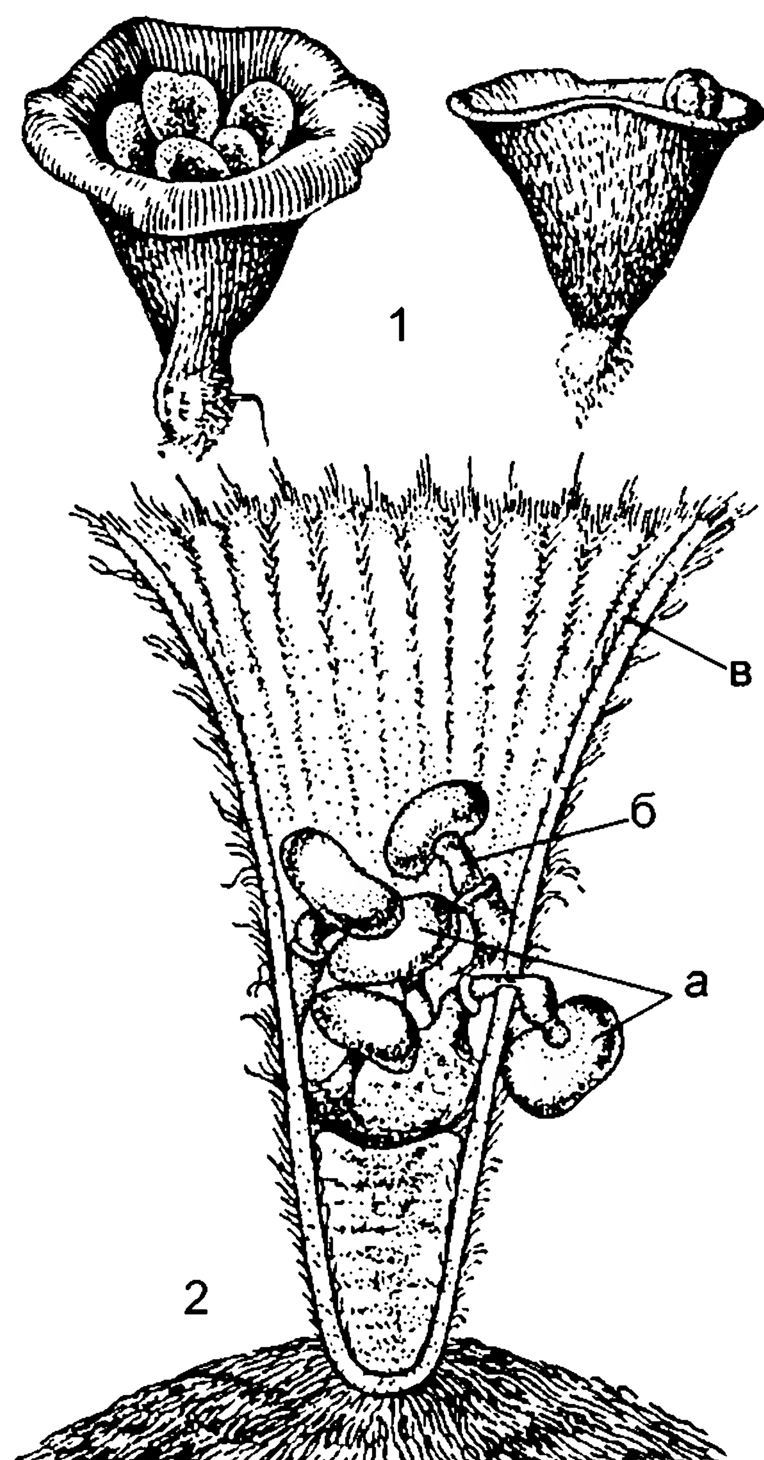


Рисунок 130. *Cyathus* — бокальчик: 1 — внешний вид; 2 — продольный разрез плодового тела: а — перидиоли, б — шнур, в — стенка перидия.

Порядок весёлковые, или фаллюсовые — *Phallales*

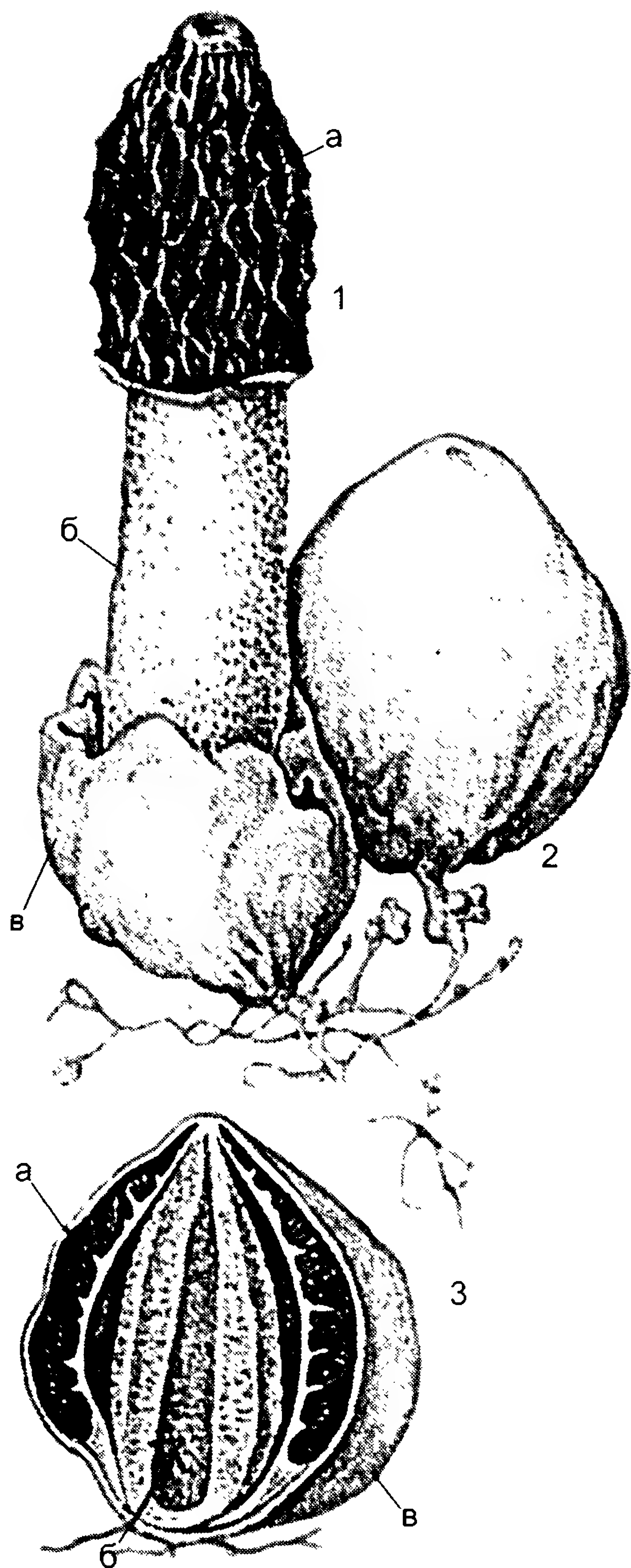


Рисунок 131. *Phallus impudicus* — веселка обыкновенная, или фаллус. 1 — зрелое плодовое тело: а — спороносная глеба, б — рецептакул, в — перидий; 2 — молодое плодовое тело в стадии "яйца"; 3 — разрез молодого плодового тела.

Молодые плодовые тела шаровидные или яйцевидные, одетые беловатым перидием. Зрелые — разнообразной, сложной формы. Глеба — мясистая или желатинозная, в зрелости слизистая, расплывающаяся, с резким запахом, привлекающим насекомых, распространяющих находящиеся в ней базидиоспоры. Порядок включает около 20 родов, распространённых преимущественно в тропиках и субтропиках, На территории России наиболее распространена весёлка обыкновенная (*Phallus impudicus*), встречающаяся в лиственных лесах.

Молодое плодовое тело весёлки, или фаллюса, одетое белой оболочкой, имеет вид крупного яйца. Внутри него в центре дифференцируется бесплодная часть — **рецептакулюм** в виде цилиндрической полой ножки с губчатыми стенками. У вершины рецептакулюма в виде колокола, свободно надетого на него, обособляется спороносная глеба. При созревании рецептакулюм быстро вытягивается в длину до 30 см (скорость вытягивания может достигать 5 мм в минуту), разрывает оболочку и выносит на вершине зеленоватую глебу в виде конусовидной ячеистой шляпки (рис. 131). Глеба вскоре расплывается в чёрно-зелёную слизь, содержащую споры. В это время гриб легко обнаружить по издаваемому им неприятному запаху падали, привлекающему мух, разносящих его споры.

Изредка на территории нашей страны встречаются тропические виды фаллюсовых. Это решеточник красный (*Clathrus ruber*) (рис. 132), цветохвостник веретеновидный (*Pseudocolus fusiformis*), диктиофора, или "дама с вуалью" (*Dictyophora duplicata*) (рис. 133), мутинус собачий (*Mutinus caninus*) (рис. 134)и некоторые другие. Перечисленные виды относятся к редким охраняемым грибам и внесены в "Красную книгу РСФСР".

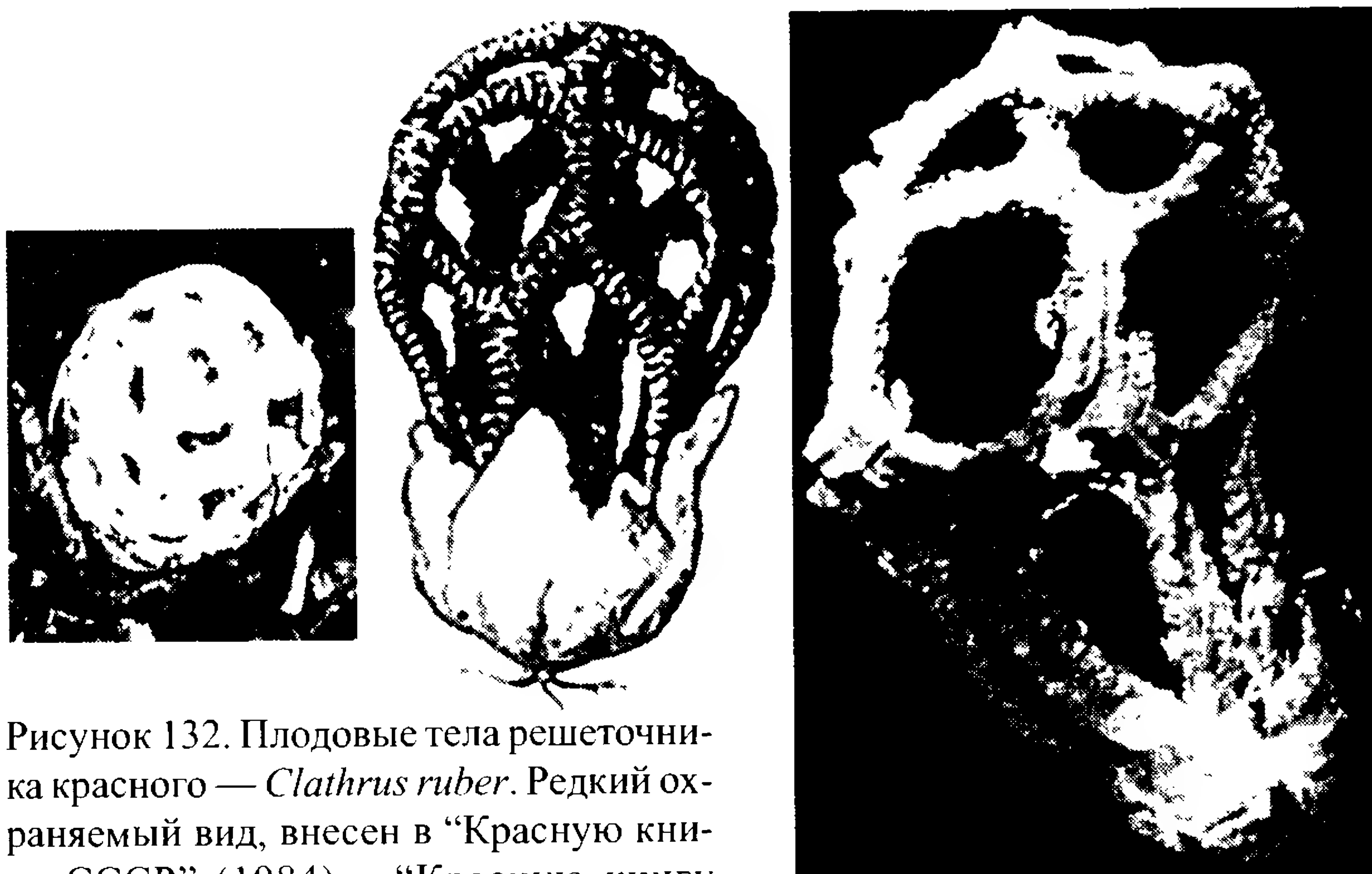
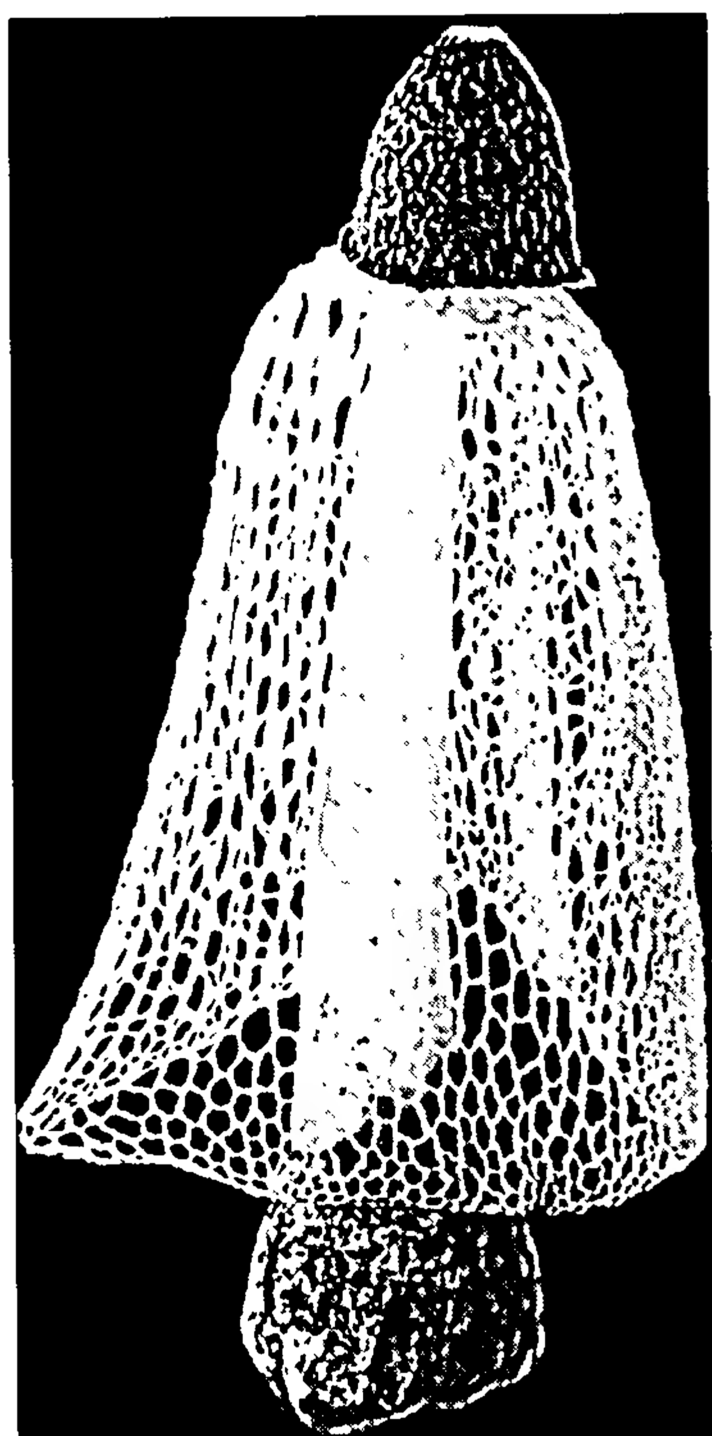


Рисунок 132. Плодовые тела решеточника красного — *Clathrus ruber*. Редкий охраняемый вид, внесен в "Красную книгу СССР" (1984) и "Красную книгу РФСР" (1988).



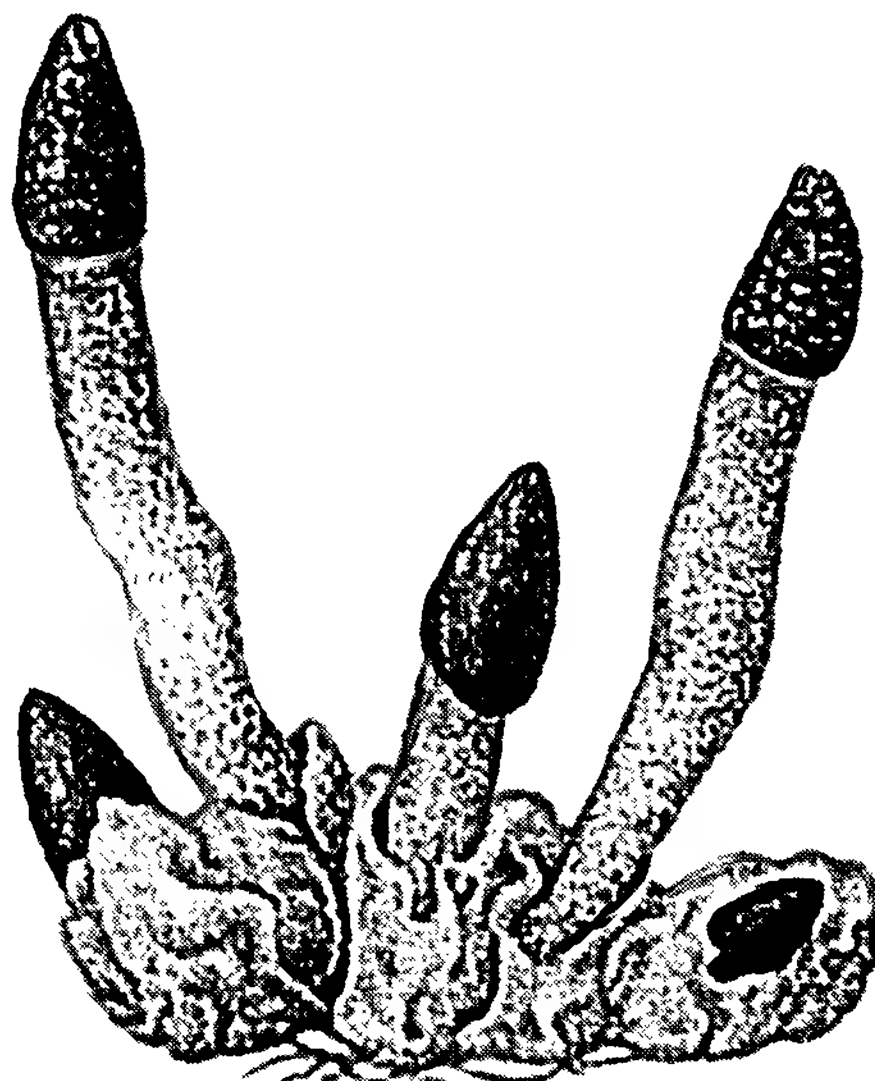


Рисунок 134. Мутинус собачий — *Mutinus caninus*

Рисунок 133. *Dictyophora duplicata* — диктиофора, или сетконоска. Редкий охраняемый вид, внесен в "Красную книгу СССР" (1984) и "Красную книгу РФСР" (1988).

Интересно отметить, что некоторые гастеромицеты способны к быстрому росту. Например, шаровидное однолетнее плодовое тело дождевика гигантского (*Langermannia gigantea*) из порядка *Lycoperdales* может достигать 1,5 м в диаметре и массы 12 кг. Оно образует до 7,5 триллионов спор, т.е. приблизительно столько же, сколько 400 плодовых тел шампиньона обыкновенного.

Подкласс гетеробазидиомицеты — *Heterobasidiomycetidae*

Базидия сложная — гетеробазидия, состоящая из нижней расширенной гипобазидии и верхней эпибазидии (рис. 95). Базидиоспоры одноклеточные или многоклеточные, прорастающие конидиями или вторичными спорами. Плодовые тела студенистой, реже сухой кожистой консистенции, в виде корочек, подушечек, цилиндрических или коралловидных выростов, распростёртые или вертикально стоячие. Поверхность плодовых тел гладкая или волнисто-морщинистая. Плодовые тела гетеробазидиальных грибов в сухую погоду быстро теряют воду и превращаются в сухие роговидные пленки или корочки. С наступлением влажной дождливой погоды они набухают, приобретают студенистую консистенцию и чётко выраженную форму. Гимений расположен по всей или только на нижней поверхности плодового тела.

Подкласс объединяет четыре небольших по объёму порядка. Два из них аурикуляриевые — *Auriculariales* и дрожалковые — *Tremellales* имеют базидию с перегородками (рис. 95, *2, 4*). Два другие — дакриомицетные — *Dacryomycetales* и тюланелловые — *Tulasnellales* — неразделённую базидию (рис. 95, *3*).

Большинство гетеробазидиомицетов — сапротрофы на древесине, развиваются преимущественно на опавших тонких веточках и других древесных остатках, реже паразиты на живых деревьях. Это, например, *Tremella faginea* на буке, *Auricularia mesenterica* — на ослабленных яблонях и грушах и *Helicobasidium purpureum*, конидиальная стадия которого *Rhizoctonia crocorum* вызывает корневую гниль клевера, люцерны, многих овощных и декоративных растений. Виды рода *Auricularia*, растущие на отмершей древесине и известные

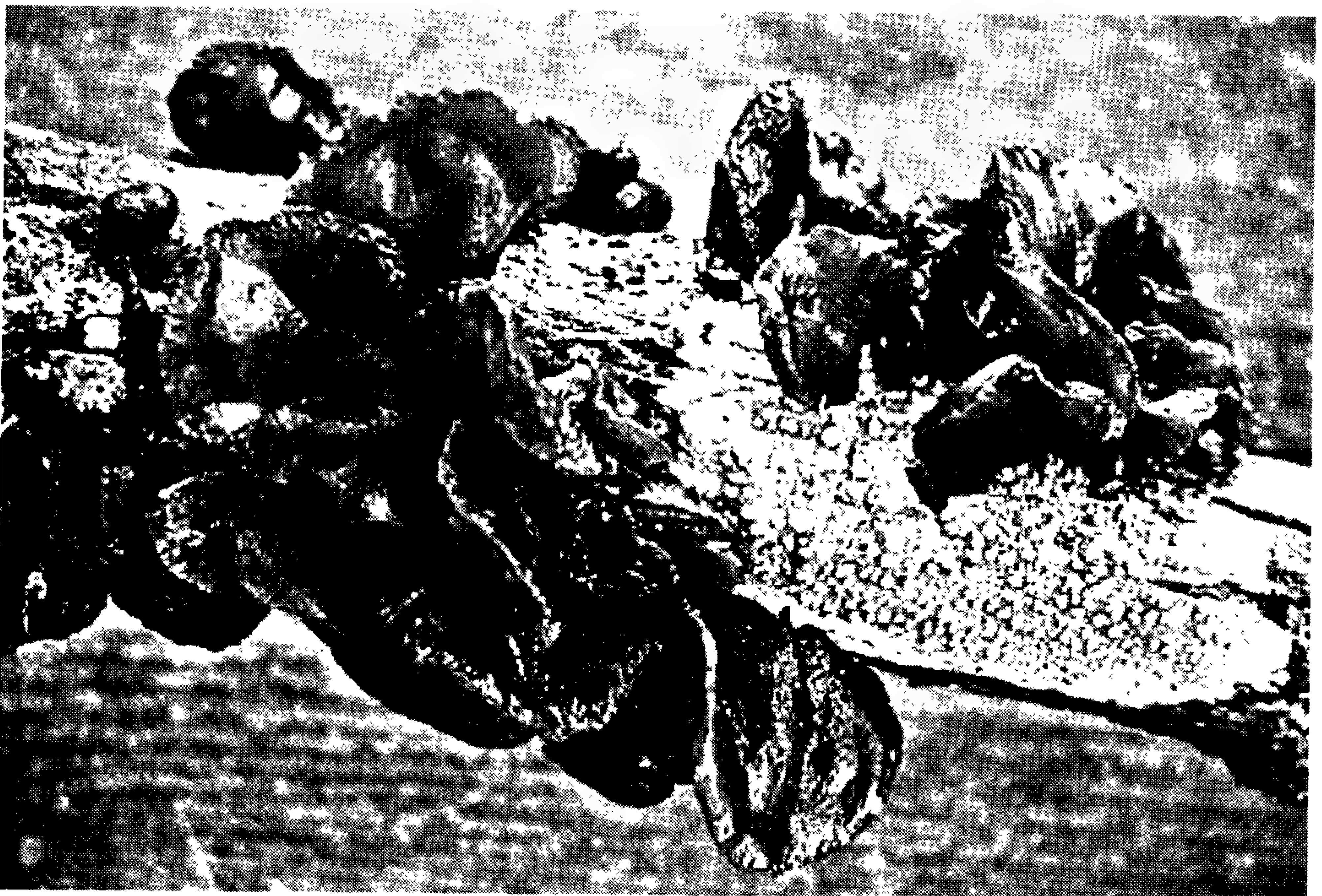


Рисунок 135. *Auricularia auricula* иудино ухо или аурикулярия уховидная (http:www.hitopond.org).

под названием "древесные уши", употребляются в пищу и даже искусственно выращиваются в некоторых странах Дальнего Востока и на островах Тихого океана (рис. 135).

В последнее время часть микологов рассматривает гетеробазидиальные грибы как сборную группу. Поэтому имеется тенденция к ликвидации подкласса или изменению его объёма в связи с разной трактовкой происхождения эпи- и гипобазидий в пределах указанных порядков. Однако сходство в строении базидиоспор и способе их прорастания, которым придаётся большое значение в систематике базидиомицетов, позволяют на данном этапе рассматривать гетеробазидиомицеты как единую группу в ранге подкласса.

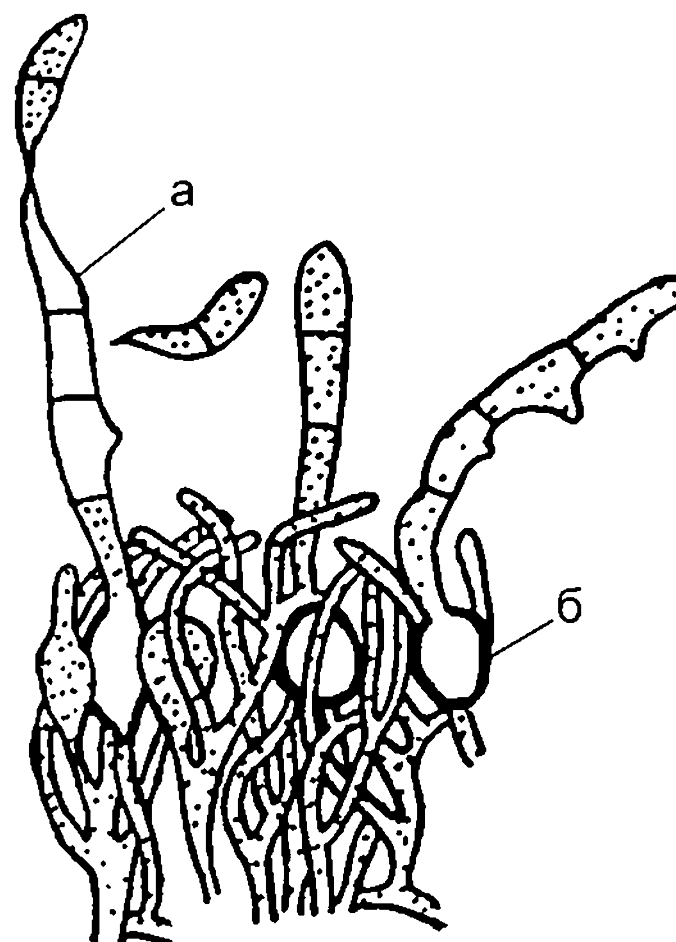


Рисунок 136. *Septobasidium* — септобазидиум на щитовке: базидия со спорой, б — толстостенные клетки — пробазидии.

Класс урединиомицеты — *Urediniomycetes*[1]

У базидиальных грибов, включаемых в этот класс, половой процесс спермaтизация. Базидии вырастают из толстостенной покоящейся клетки — **телиоспоры**. У большинства грибов этого класса телиоспоры служат для перезимовки или перенесения неблагоприятных условий. Плодовых тел у урединиомицетов нет, они утрачены вследствие паразитического образа жизни.

Урединиомицеты — паразиты насекомых и растений. Они разделяются на два порядка — септобазидиальные — *Septobasidiales,* виды которого паразитируют на щитовках (рис. 136). Второй, основной порядок — Ржавчинные — *Uredinales* — облигатные паразиты высших растений.

Порядок ржавчинные — *Uredinales*

Грибы, относящиеся к порядку ржавчинных — *Uredinales*, паразитируют на высших растениях. У них известно несколько следующих одно за другим типов спороношений. В конечном итоге образуются покоящиеся споры или телиоспоры, чаще прорастающие после некоторого периода покоя. Прорастают они в четырёхклеточную базидию.

Ржавчинные грибы паразитируют главным образом на вегетативных органах растений. Мицелий их распространяется по межклетникам, внедряясь в клетки при помощи **гаусториев** (рис. 137). Мицелий и споры ржавчинных грибов содержат капли масла, окрашенного в оранжевый цвет. В связи с этим на органах, поражённых ржавчинными грибами растений, развиваются подушечки (пустулы) оранжевого или красно-бурого цвета. Ко времени образования телиоспор пустулы принимают тёмный (почти чёрный) цвет.

---

[1] *Teliomycetes* (по Dictionary of the Fungi, 1995).

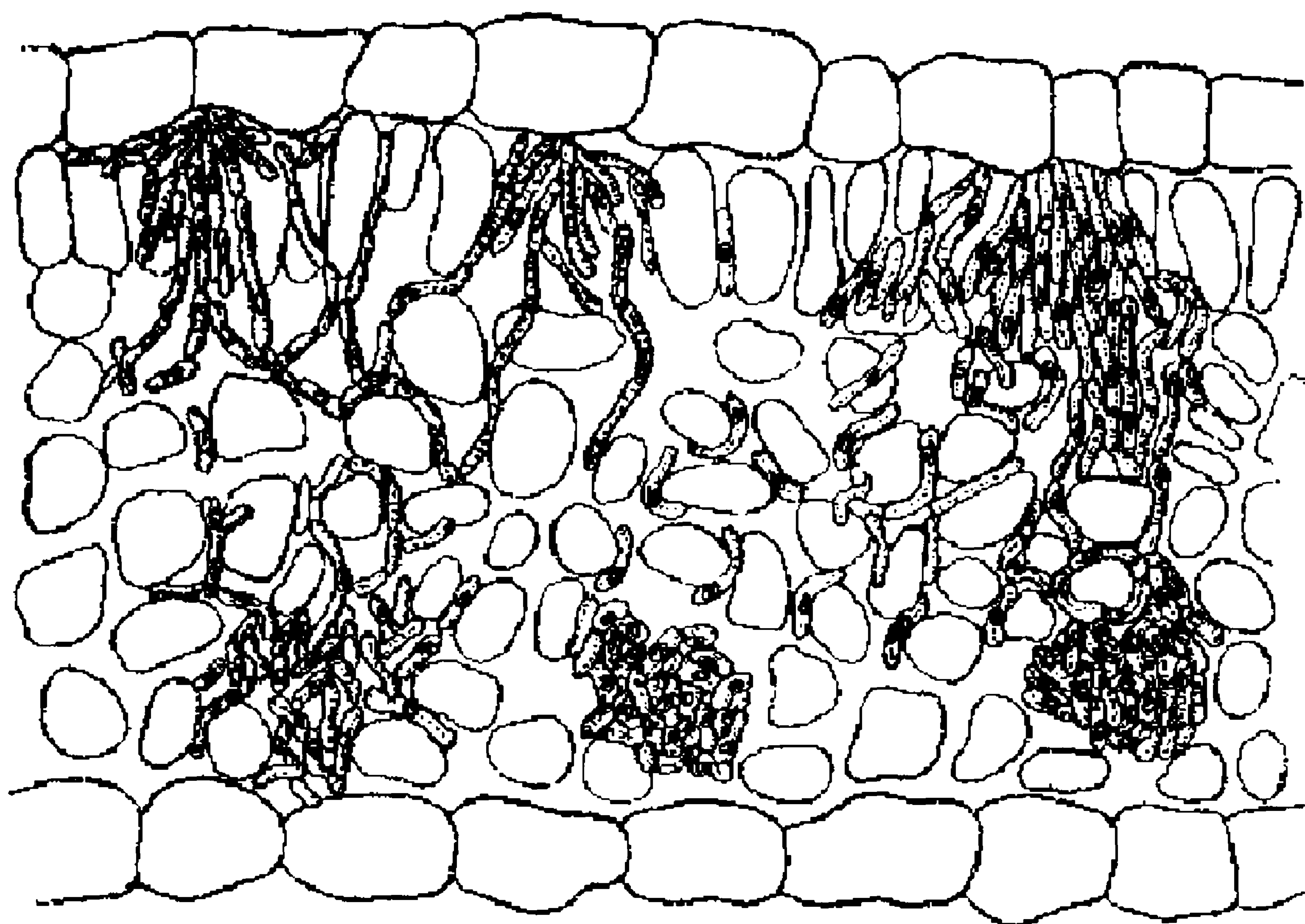


Рисунок 137. Межклеточный мицелий *Puccinia graminis* в тканях растения-хозяина.

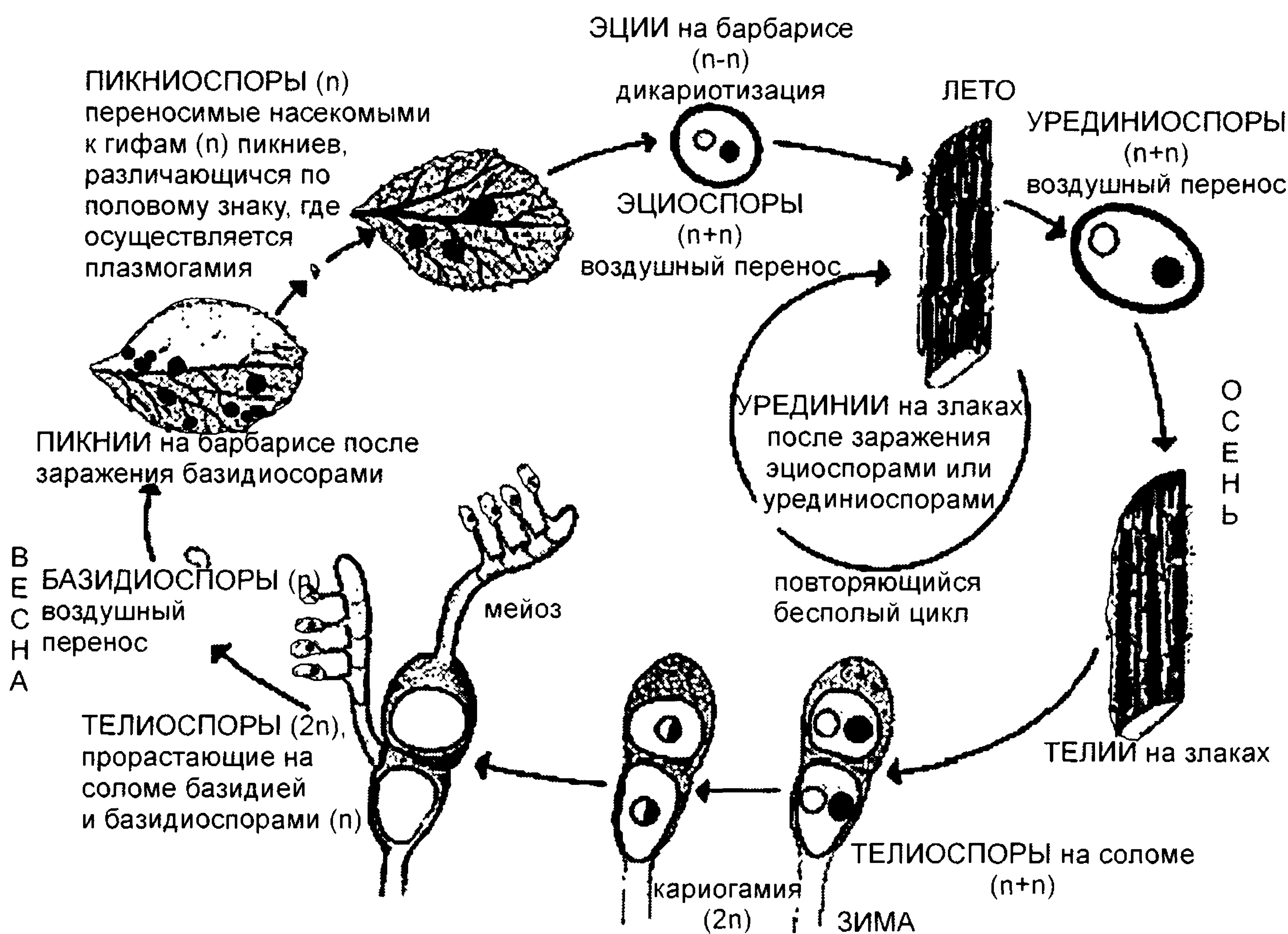


Рисунок 138. Цикл развития *Puccinia graminis*.

Ржавчинные грибы могут быть разнохозяинными (**гетероэцичными**), когда отдельные типы спороношений развиваются на разных питающих растениях и однохозяинными (**авто-** или **гомоэцичными**), когда весь цикл развития гриба проходит на одном виде растения-хозяина.

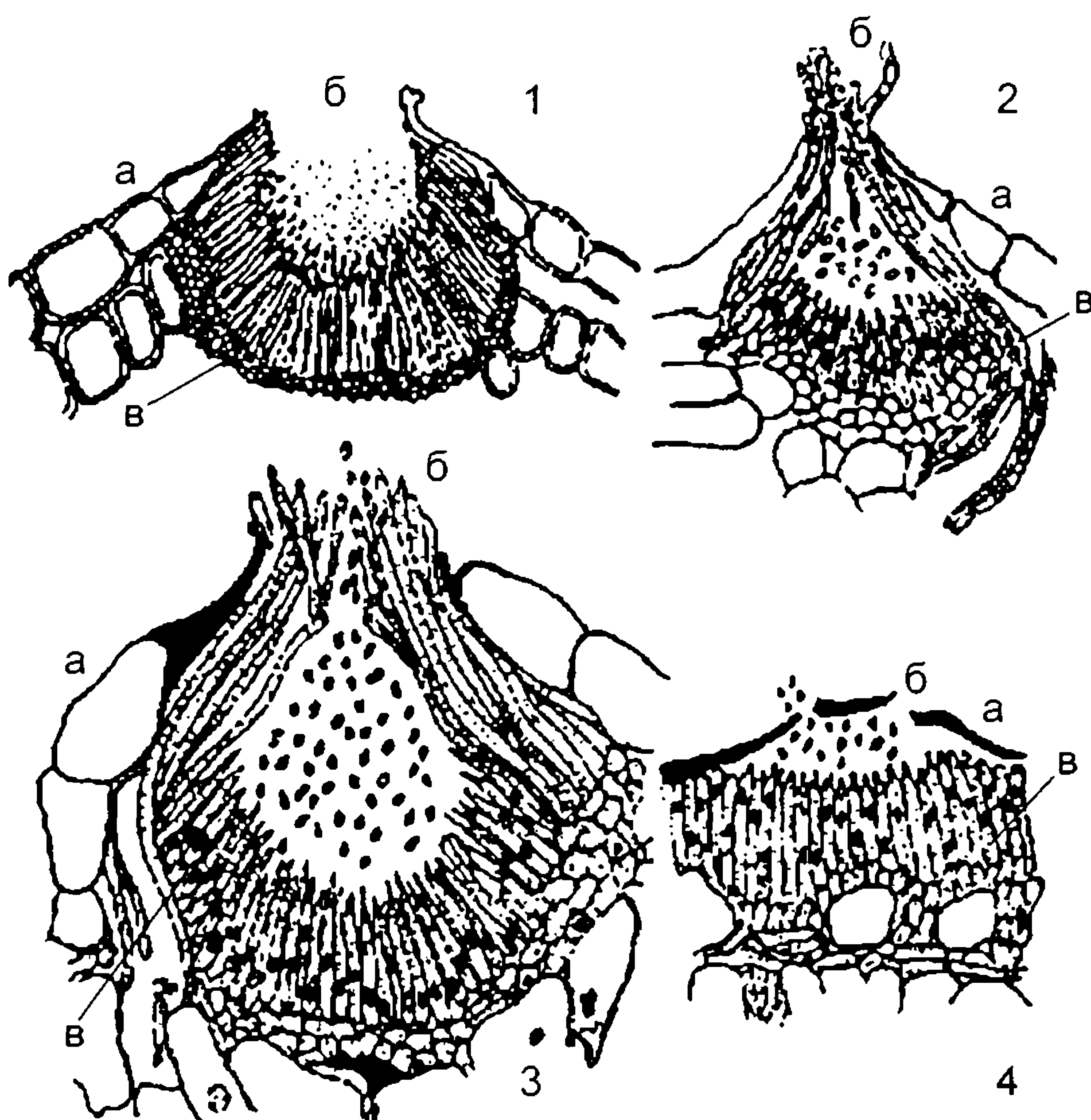


Рисунок 139. Типы спермогониев (пикниев) ржавчинных грибов:
1 — *Melampsora*; 2 — *Gymnosporangium*; 3 — *Puccinia*; 4 — *Phragmidium* (а — кутикула растения-хозяина, б — устьицы с выступающими перифизами, в — спермтофоры).

Цикл развития разнохозяинного (гетероэцичного), ржавчинного гриба удобно рассмотреть на примере возбудителя стеблевой ржавчины злаков — *Puccinia graminis* (рис. 138). Развитие гриба начинается чаще всего весной, когда прорастают зимующие на соломе в скирдах или на стерне злаков телиоспоры. Телиоспоры прорастают в фрагмобазидию с четырьмя базидиоспорами разных половых знаков. Перед прорастанием дикариотичные ядра в телиоспорах сливаются, образуя диплоидное ядро, которое затем делится редукционно. Образующиеся гаплоидные ядра переходят через стеригмы в базидиоспоры. Базидиоспоры активно отбрасываются и попадают в воздушные потоки. Для дальнейшего развития они должны попасть на листья барбариса — промежуточный или эциальный хозяин. На верхней поверхности листа базидиоспоры (+ и –) прорастают в гаплоидный мицелий, с половым знаком, соответствующим знаку базидиоспоры. Между палисадной тканью и верхним эпидермисом формируются округлые клубочки гиф, которые затем образуют мелкие вместилища с выводным отверстием — **спермогонии**, иногда называемые **пикниями** (рис.

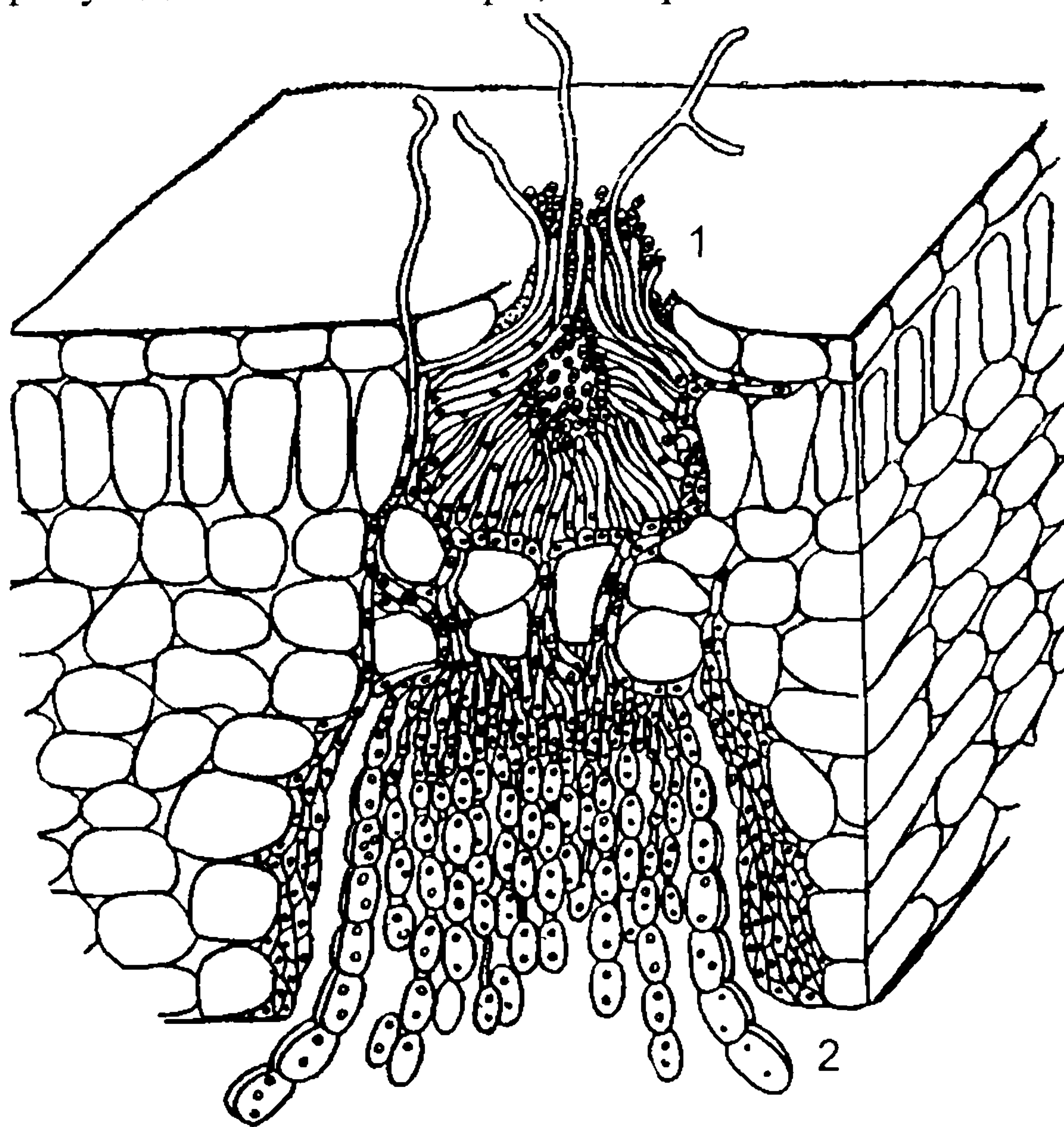
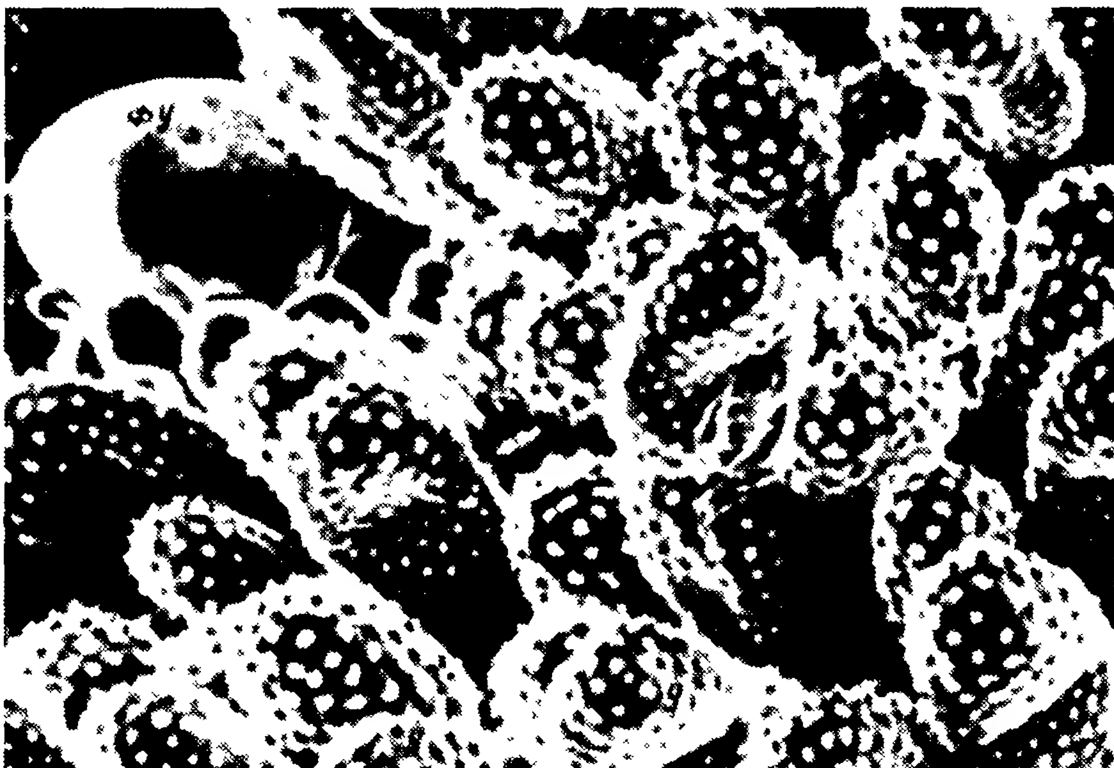


Рисунок 140. Спермогонии (пикнии) (1) и эции (2) *Puccinia graminis*. Срез через лист барбариса.


1


2
а


3
а


б

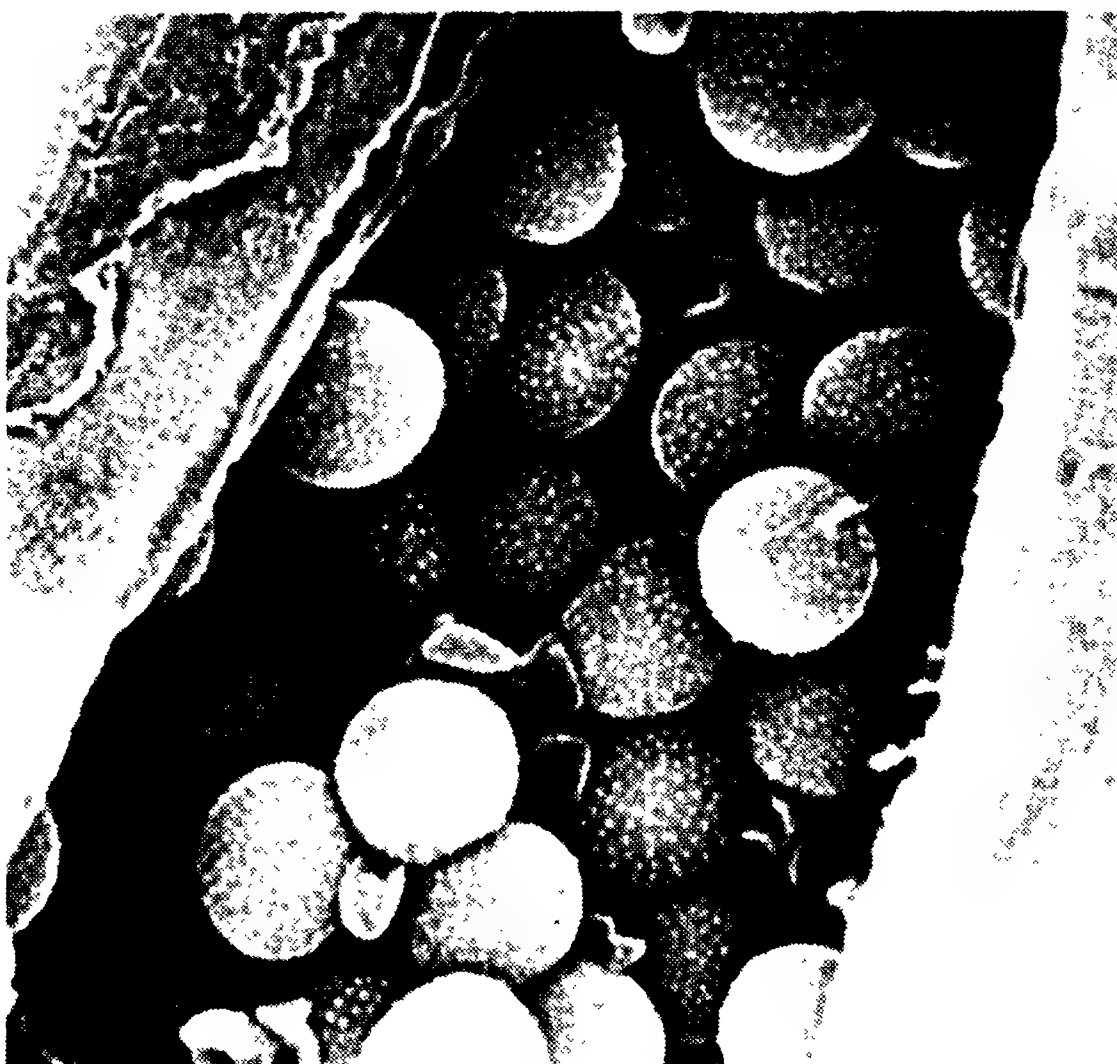

б

Рисунок 141. Спороношения ржавчинных грибов: 1 — воспринимающие гифы *Puccinia graminis*, выходящие из пикниев через устьичные щели на поверхности листа барбариса (СЭМ. увел. 3000); 2 — эции *P. graminis*: а — эциосорус, б — отдельный эций с эциоспорами (СЭМ. увел. 100 и 250); 3 — урединиоспоры: а — *P. graminis*; б — *P. striiformis* (СЭМ. увел. а — 1500, б — 920) (фото Ю.М. Плотниковой).

139).. Спермогонии при созревании принимают форму кувшинчиков, в полости которых от стенок вырастают короткие спороносцы, несущие очень мелкие шаровидные споры, называемые **спермациями** или **пикниоспорами**. Из спермогония наружу выступают короткие гифы — **перифизы** (141, *1*). К ним прилипают спермации. Между перифизами наружу выступает сахаристая пахучая жидкость с массой погруженных в нее спермациев. Эта жидкость привлекает насекомых, на брюшке и лапках которых спермации переносятся с одной пикнии на другую. Новых заражений спермации не вызывают, но играют определенную роль в возникновении дикариотического мицелия, т.е. в половом процессе. На образовании спермациев заканчивается гаплоидная фаза развития ржавчинного гриба. Спермации заражения не вызывают, но играют роль в возникновении дикариотического мицелия. Для продолжения цикла развития необходимо объединение двух гаплоидных ядер из + и – спермогониев (пикниев) в дикариотичной гифе.

Объединение спермациев разных половых знаков осуществляется на поверхности листьев барбариса несколькими способами. 1) Между гифами выступает сахаристая пахучая жидкость с массой погружённых в неё спермациев. Жидкость привлекает насекомых, на брюшке и лапках которых спермации переносятся с одного спермогония в другой. 2) Попавшие на поверхность листа спермации образуют ростковые трубки, которые могут врастать в спермогоний противоположного знака. 3) Содержимое двух ростковых трубок, развившихся из спермациев, может сливаться непосредственно на поверхности листа.

В конечном итоге внутри тканей барбариса развиваются дикариотичные гифы, образующие клубочки внутри тканей листьев, которые затем формируют **эции** в виде чашевидных образований чаще с нижней стороны листьев. В основании эция образуется слой базальных клеток, от которого отчленяются в виде цепочек дикариотичные весенние споры или **эциоспоры** гриба. С боков эций окружён более толстостенными клетками **псевдоперидия** (рис. 140, 141, *2*).

С изменением ядерной фазы мицелия изменяются паразитические свойства гриба. Эциоспоры уже не могут заражать барбарис. Дальнейшее развитие происходит на злаках, куда эциоспоры переносятся воздушными потоками. На злаках образуются пустулы в виде порошащих полос или пятен на влагалищах листьев злаков или стеблях. Этот налёт представляет собой следующий тип спороношения — **урединии** с **урединиоспорами** (рис. 141,*3*). Они — одноклеточные, яйцевидной формы, двуядерные, сидят на клетке-ножке. После разрыва эпидермиса урединиоспоры отрываются от своих ножек и способны снова заражать злаки. За лето образуется несколько новых поколений урединиоспор (по некоторым данным до семи и более за сезон). На этом же мицелии обычно в конце лета, возникают двуядерные **телиоспоры** с толстой тёмно-бурой оболочкой. Весной каждая клетка телиоспор прорастает четырёхклеточной базидией (рис. 142), куда переходит образовавшееся после слияния двух гаплоидных ядер дикариона диплоидное ядро, делящееся затем редукционно, далее цикл развития повторяется так, как указано выше (рис. 138).

Таким образом, в цикле развития ржавчинного гриба *Puccinia graminis* и у многих других видов этой группы имеется пять стадий развития. Отдельные виды имеют все описанные стадии, другие лишены части спороношений или они у них неизвестны. Для удобства описания жизненного цикла каждая из стадий обозначается отдельной цифрой римского алфавита. У ржавчинных грибов

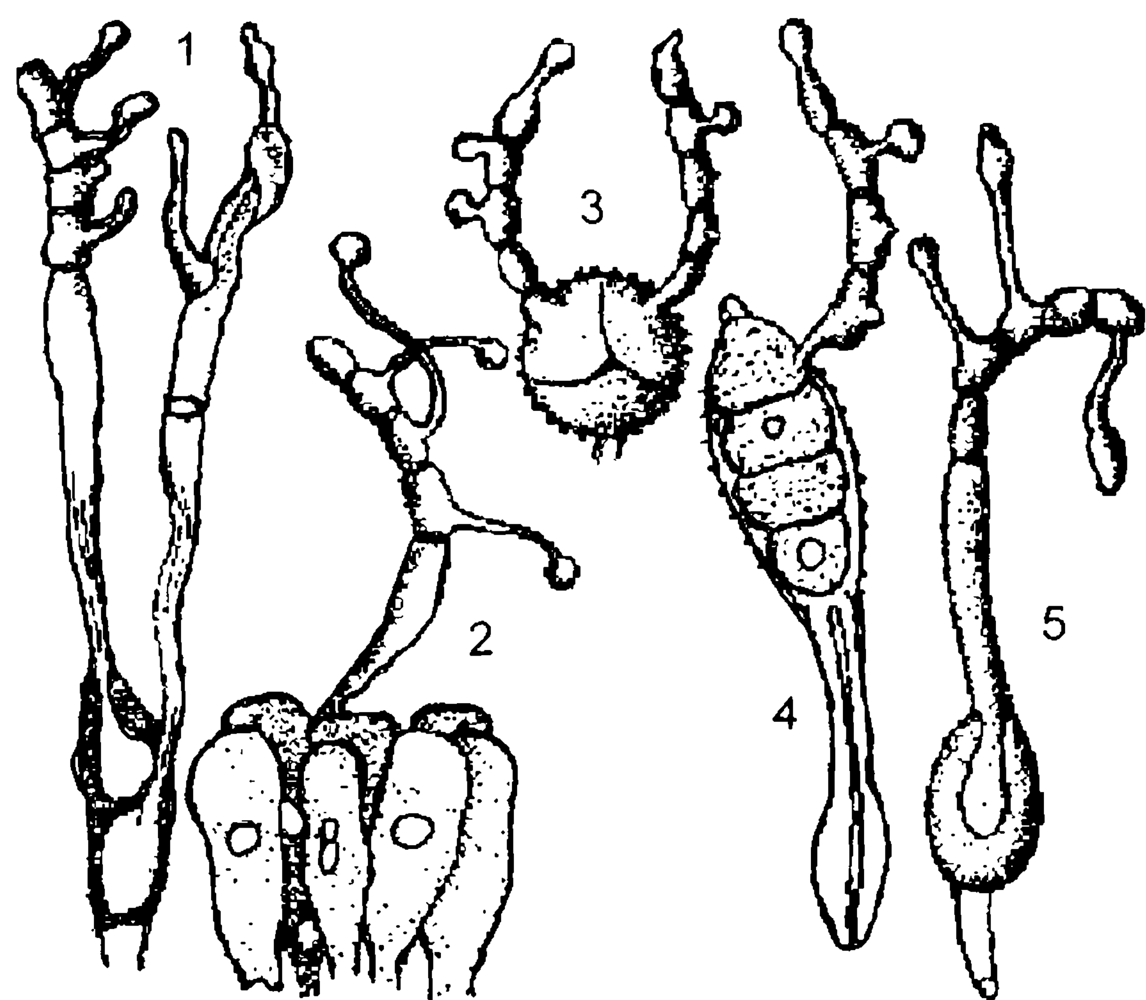


Рисунок 142. Прорастание телиоспор ржавчинных грибов: 1 — *Puccinia*, 2 — *Melampsora*, 3 — *Triphragmium*, 4 — *Phragmidium*, 5 — *Uromyces*.

с полным циклом развития стадии следуют в следующем порядке: базидия — IY, спермогоний — 0; эции — I; урединии — II; телии — III.

Каждая из стадий образует характерные для нее формы спор: базидиоспоры, спермации, эциоспоры, урединиоспоры, телиоспоры[1]. Например, вид *P. graminis* может быть обозначен как имеющий 0, I, II, III и IV спороношения. Ржавчинные грибы, в цикле развития которых имеются все типы спороношений, называются грибами с полным циклом развития. Если у некоторых видов выпадают какие либо спороношения, они относятся к видам с неполным циклом развития. Многие виды ржавчинных грибов лишены той или иной стадии развития и тогда их обозначения могут быть различными.

Виды с 0, I, II, III стадиями называют Eu-формами; 0, II, III — отсутствуют эции — Brachy-формами; II, III — нет спермогониев и эциев — Hemi-; 0, I, III — отсутствует урединиостадия — Opsis-; III — известны только телиоспороношения, телиоспоры прорастают после периода покоя — Micro-; III — известны телиоспороношения, но споры прорастают сразу — без периода покоя — Lepto-; 0, I — (развиваются только спермогонии и эции) Endo- формами; II — развиваются только урединии, несовершенные ржавчинные грибы.

Циклы развития разных видов ржавчинных грибов можно представить в виде следующей таблицы (табл. 10):

Например, у ржавчины груш *Gymnosporangium sabinae* нет урединиостадии, а при заражении можжевельника эциоспорами сразу возникают телиоспо-

Таблица 10. Особенности циклов развития представителей порядка *Uredinales*

Название спороношения (спор)[1]	Индекс спороношения	Тип развития			
		Eu-	Brachy-	-opsis	Micro-
спермогонии (пикнии)	0	+	+	+	+
эции (эциоспоры)	I	+	–	+	+
урединии (урединиоспоры)	II	+	+	–	+
телии (телиоспоры)	III	+	+	+	+
базидии (базидиосоры)	IY	+	+	+	+
смена растений-хозяев		+или–	–	+или–	–

[1] В отечественных учебниках применяют следующие наименования спор и соответствующих спороношений ржавчинных грибов — эцидиоспоры (эцидии), уредоспоры (уредоспороношение), телейтоспоры (телейтоспороношение). Спермогонии часто называют пикнидами, а развивающиеся в них споры пикноспорами.

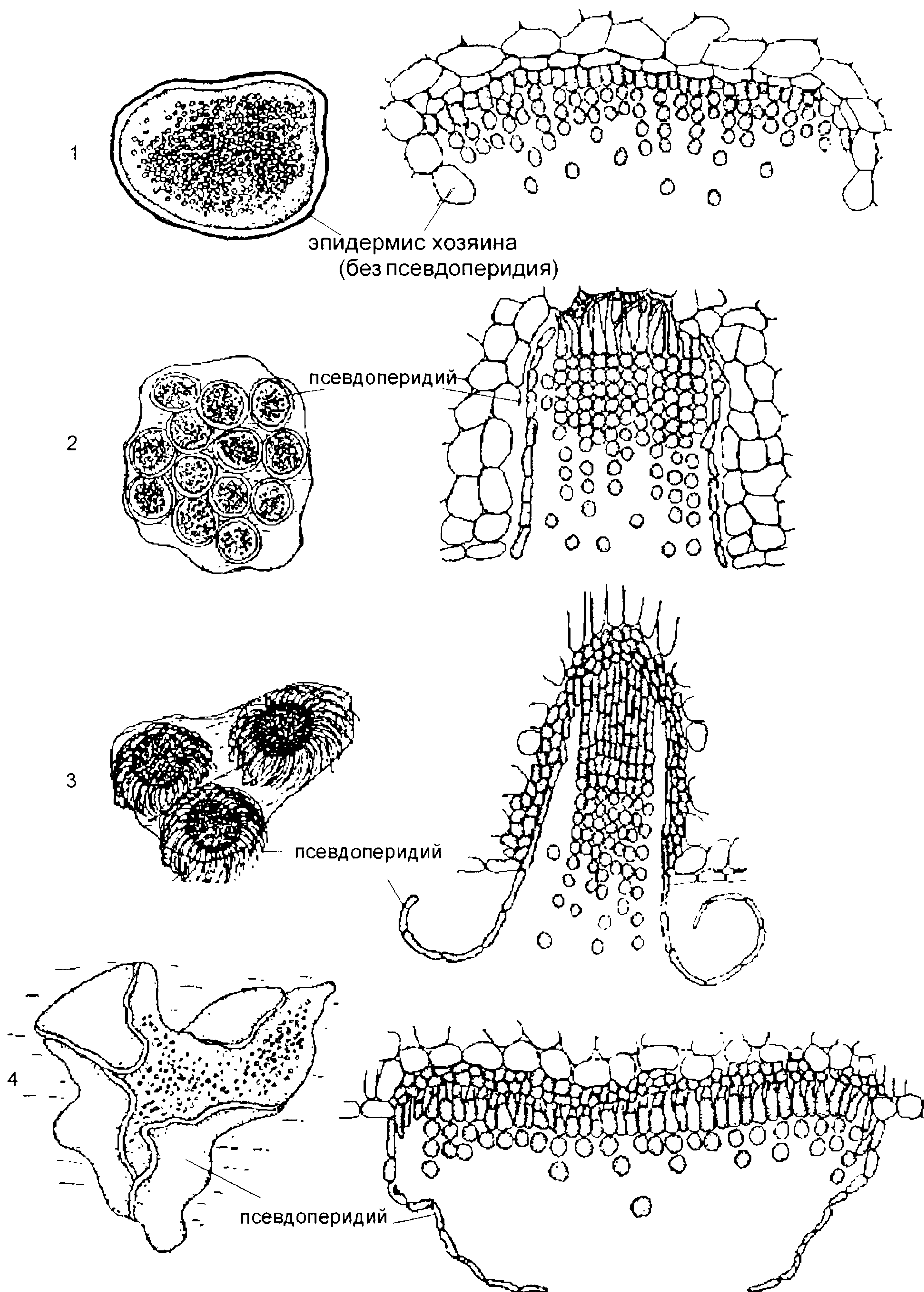


Рисунок 143. Типы эциев ржавчинных грибов: 1 — *Caeoma*, 2 — *Aecidium*, 3 — *Roestelia*, 4 — *Peridermium*.

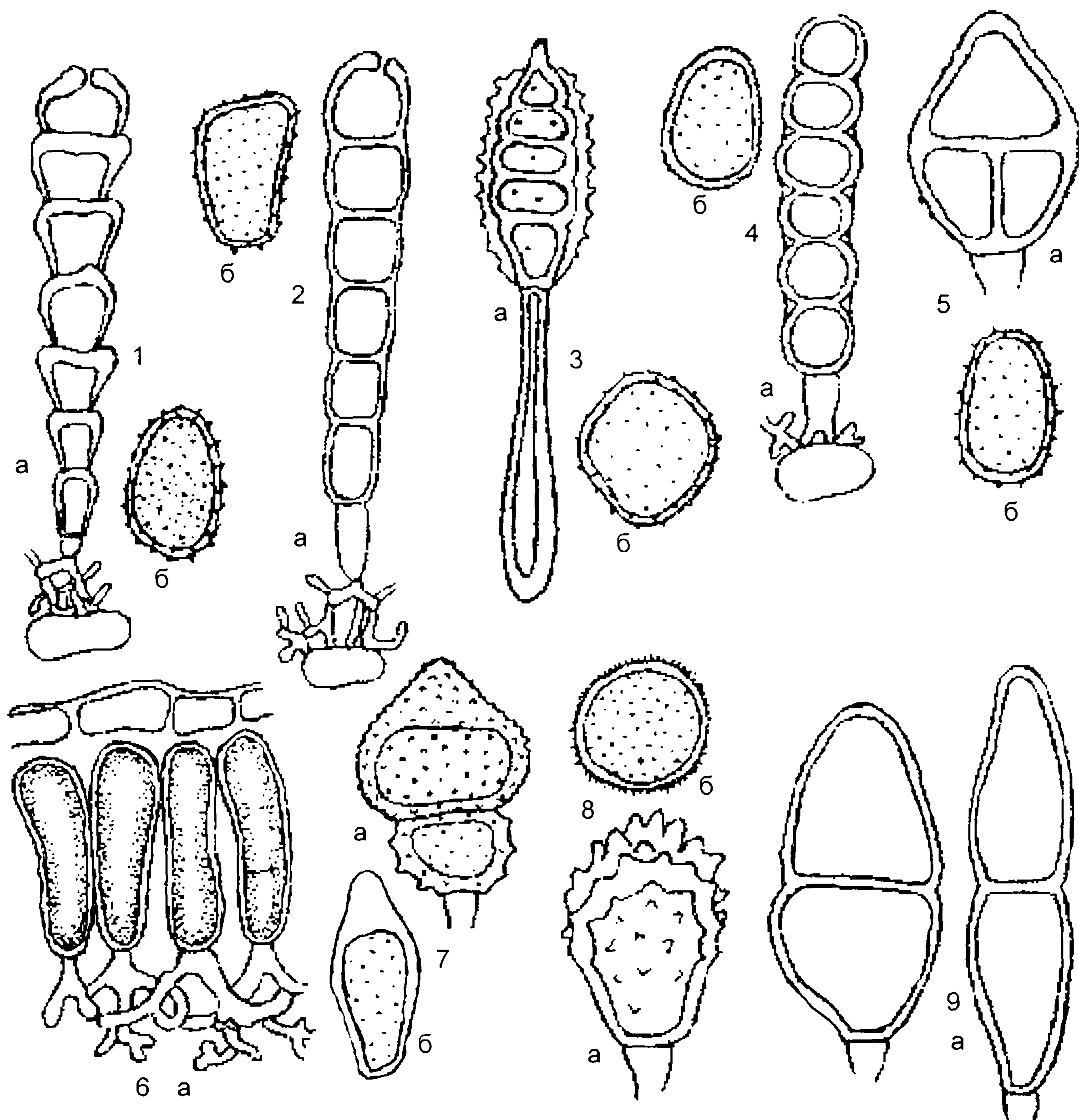


Рисунок 144. Различные формы телиоспор (а) и урединиоспор (б) у ржавчинных грибов сем. *Pucciniaceae* s.l.: 1 — *Kuehneola*, 2 — *Frommea*, 3 — *Phragmidium*, 4 — *Xenodochus*, 5 — *Triphragmium*, 6 — *Ochrospora*, 7- *Tranzschelia*, 8 — *Trachyspora*, 9 — *Gymnosporangium*.

ры (рис. 144,*9*). Таким образом, этот гриб относится к типу 0, I, III , т.е. к -opsis-формам.

Существует также группа несовершенных ржавчинных грибов, к которой относятся виды, развивающиеся только в урединиостадии.

Порядок ржавчинных грибов включает более 5000 видов (по данным некоторых микологов до 6000 видов), относящихся к 140–150 родам. Показанная на примере *P. graminis* сложная структура видов, наличие разных растений-хозяев для разных спороношений, а также существование видов, у которых отсутствуют отдельные типы спор в онтогенезе, способствуют тому, что систематика этой группы постоянно развивается и часто пересматривается в связи с тем, что вероятно установление связи между видами с неполным циклом развития. Например, вид, описанный как микроформа (телиостадия) может быть одним из спороношений другого ранее описанного вида, у которого эта стадия неизвестна,

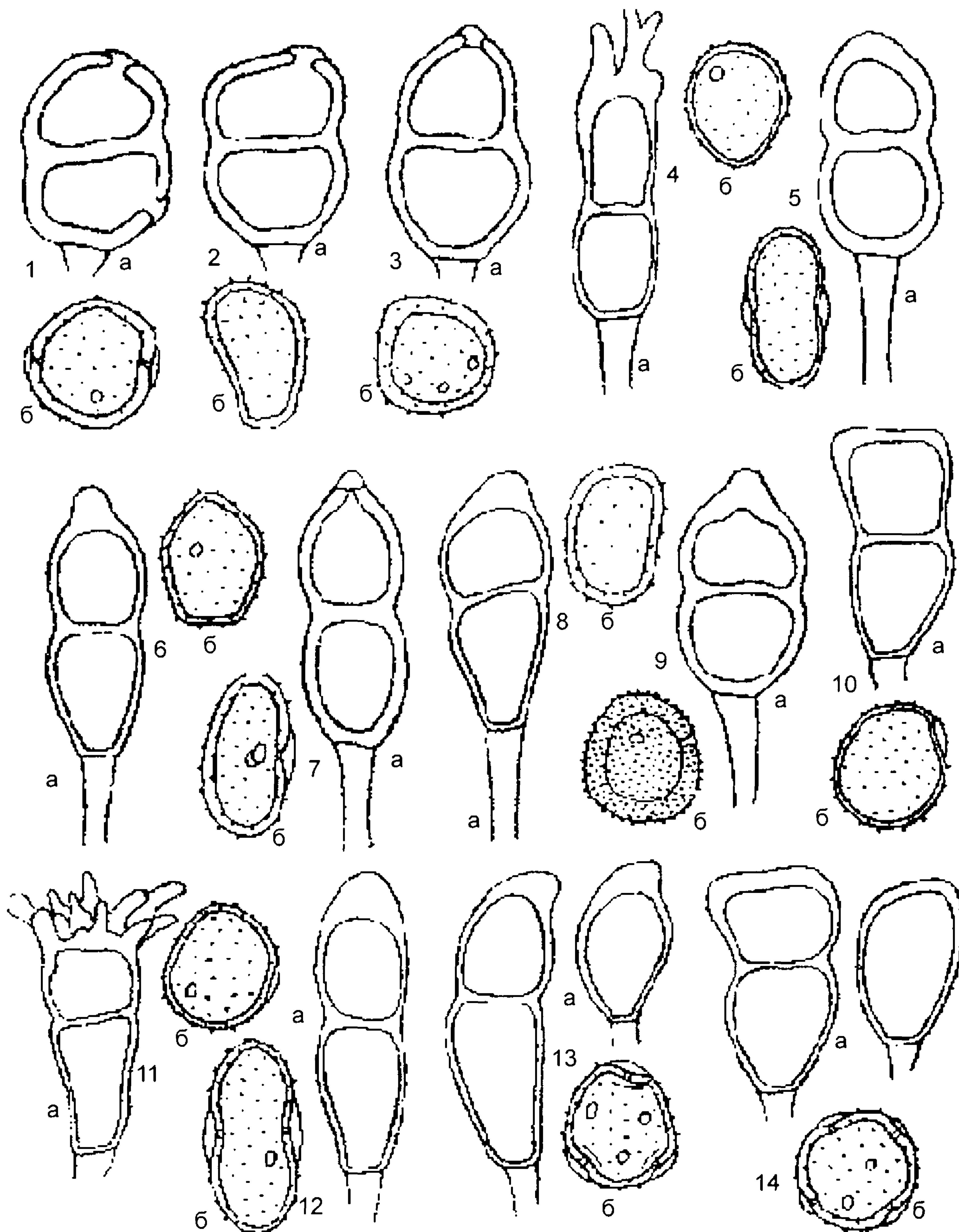


Рисунок 145. Различные формы телиоспор (а) и урединиоспор (б) у некоторых видов рода *Puccinia*: 1 — *P. bupleuri-falcati*, 2 — *P. conii*, 3 — *P. bullata*, 4 — *P. festuceae*, 5 — *P. australis*, 6 — *P. cynodontis*, 7 — *P. phragmitis*, 8 — *P. isiaceae*, 9 — *P. cesatii*, 10 — *P. poae-sudeciae*, 11 — *P. coronifera*, 12 — *P. graminis*, 13 — *P. arrhenatheri*, 14 — *P. anomala*.

например, относиться к Endo-форме или оказаться несовершенным ржавчинным грибом, известным только в урединиостадии.

Порядок ржавчинных грибов делят на семейства на основании следующих признаков: 1. Строение телиоспор. Они могут развиваться на ножке или без нее, быть одиночными или в цепочках, иметь разную форму (рис. 144–146).

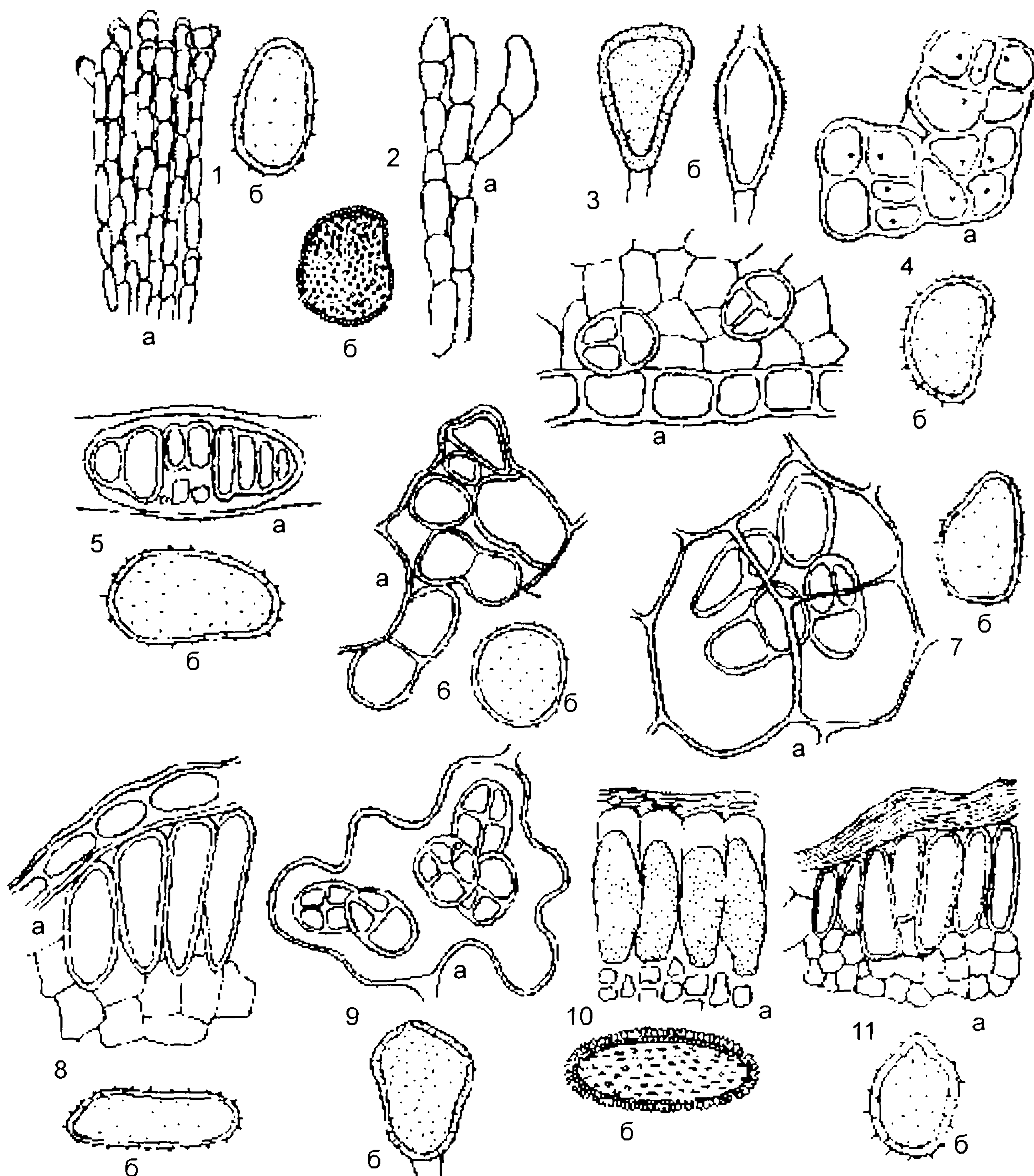


Рисунок 146. Различные формы телиоспор (а) и урединиоспор (б) у ржавчинных грибов *сем. Melapsoraceae* s.l.: 1– *Cronatium*, 2 — *Chrysomyxa*, 3 — *Uredinopsis*, 4 — *Thekopsora*, 5 — *Milesia*, 6 — *Melampsorella*, 7 — *Picciniastrum*, 8 — *Melampsoridium*, 9 — *Hyalopsora*, 10 — *Coleosporium*, 11 — *Melampsora*

2. Строение эциев. Эции могут быть окружены псевдоперидием как у видов *Puccinia*; они могут выступать из листа сначала в закрытом виде и при созревании их стенки вскрываются, формируя своеобразную решетку, через которую выходят эциоспоры, например, у ржавчины груши *Gymnosporangium sabinae*. Этот тип эциев называют Roestelia. Эции *Cronartium ribicola* — пузырчатой ржавчины разных видов сосны представляют собой пузыревидные вздутия на ветвях растений, их относят к типу эциев под названием *Peridermium* и, наконец, псевдоперидий может отсутствовать — тип *Caeoma* (рис. 143).

3. Специализация в отношении растений-хозяев. Учитывается вид и род растения-хозяина, однохозяинность или разнохозяинность гриба, спороношение ржавчинного гриба, которое зафиксировано на данном растении.

С учётом указанных признаков в настоящее время в порядке *Uredinales* разными авторами описывается разное число семейств (до 14). Важнейшие из них — сем. *Pucciniaceae* и сем. *Melampsoraceae.*

Семейство Пуккциниевые — *Pucciniaceae* с одиночными (у большинства видов) телиоспорами (рис. 144–145). Грибы этого семейства паразитируют на покрытосеменных растениях. Среди представителей семейства есть как разнохозяинные, так и однохозяинные виды.

В семействе пуккциниевых насчитывается (по данным Dictionary of the Fungi, 2001) 69 родов. Наиболее распространены следующие:

Уромицес — *Uromyces*. Телиоспоры этого рода одноклеточные, эции с перидием. Многие виды рода *Uromyces* в урединио- и телиостадиях паразитируют на бобовых растениях, а в эциальной — на молочаях. В роде около 500 видов, наиболее известны среди них *U. pisi* — на горохе, *U. betae* — на свекле (рис. 142, *5*).

Род *Puccinia* (пуккциния) с двухклетными телиоспорами, эции с псевдоперидием. Представители этого рода паразитируют на многих видах злаков — *P. graminis*, *P. coronifera*, *P. recondita, P. triticina* и др., а также на различных видах двудольных. Весьма вредоносен *P. helianthi* на подсолнечнике.

У ржавчинных грибов из рода гимноспорангиум — *Gymnosporangium* телиоспоры двухклеточные, на длинных ножках, ослизняющиеся, сливающиеся в общую студенистую массу. Цикл развития неполный, эции на розоцветных (яблоне, груше), Телиоспоры на можжевельниках (рис. 144,*9*).

Род фрагмидиум — *Phragmidium* (сем. *Phragmidiaceae*) с многоклеточными телиоспорами (рис. 144, *3*), эции типа цеома (рис. 144, *3*). В большинстве паразиты розоцветных (розы, малины и др). Все виды однохозяинные.

В семействе Мелампсоровых — *Melampsoraceae* телиоспоры без ножек, они или срастаются боками в виде плоской корочки или образуют столбик (рис. 146). В большинстве случаев разнохозяинные, часто с эциями на хвойных, урединио- и телиоспоры на двудольных. По данным Dictionary of the Fungi, 2001 в семейство включают шесть родов.

Наиболее распространены следующие роды: мелампсора — *Melampsora* телиоспоры срастаются в плотную корочку (рис. 146, *11*). Большой вред приносит ржавчина льна (*M. lini*) — однохозяинный вид. Есть среди представителей этого рода и разнохозяинные виды на хвойных и двудольных.

У видов рода кронарциум — *Cronartium* (сем. *Cronartiaceae*) телиоспоры срастаются в колонку (рис. 146, *1*). Виды этого рода разнохозяинные с эциальной стадией на хвойных, редко и телиоспоры на двудольных. Известен паразит смородины *C. ribicola.*

В роде колеоспориум — *Coleosporium* (сем. *Coleosporiaceae*) телиоспоры одноклеточные сросшиеся боками (рис. 146, *10*). Базидии развиваются внутри цепочки спор путем деления каждой клетки телиоспоры на четыре части. Грибы этого рода поражают хвойные (эции) и двудольные (урединии).

Род Хризомикса — *Chrysomyxa* (сем. *Coleosporiaceae*), телиоспоры в ветвистых цепочках (рис. 146, *2*). Паразиты хвойных и двудольных.

Ржавчинные грибы — облигатные паразиты, в природе они известны только на живых растениях. Лишь покоящиеся стадии (телиоспоры) сохраняются на растительных остатках. В настоящее время некоторые ржавчинные грибы удалось культивировать на искусственных питательных средах.

Поражение растений ржавчинниками в большинстве случаев локальное, проявляется болезнь лишь в том месте, куда проник росток споры патогена. Однако известно и системное поражение, обычно сопровождающееся изменением внешнего вида пораженного растения. У некоторых видов разные стадии патогена проявляются по-разному. Например, возбудитель ржавчины гороха *Uromyces pisi* в стадии урединиев дает локальное поражение в виде пустул на листьях гороха, а эциальная стадия на молочае сильно деформирует растения.

Многолетний мицелий редок среди ржавчинных. Он свойственен главным образом видам ржавчинников на многолетних растениях. Например, у возбудителя ржавчины груш на промежуточном хозяине можжевельнике мицелий многолетний. На зараженных растениях в течение нескольких лет весной появляются новые поколения телиоспор.

У ржавчинных грибов известна специализация в отношении растений-хозяев. Например, возбудитель стеблевой ржавчины злаков — *Puccinia graminis* паразитирует на растениях семейства злаков. У этого гриба и других видов ржавчинных грибов выделяют специальные (специализированные) формы — forma specialis — в ед. числе, formae speciales — мн. число (сокращенно f. sp.), приуроченные к определённым родам злаков. На пшенице известна *P. graminis* f. sp. *tritici,* на овсе — f. sp. *avenae,* на ржи — f. sp. *secalis* и т. д. При этом указанные формы приурочены к основному (пшеница, овес, рожь) растению-хозяину и в основном не могут заражать другие злаки. Однако круг растений отдельных специальных форм не ограничивается только основным хозяином и многие из них могут заражать виды из других родов сем. злаков, в основном дикорастущих. Поэтому ржавчина на многих диких видах злаков служит для накопления инфекционного начала (урединио- и телиоспор) и заражения культурных видов. Некоторые формы возбудителя стеблевой ржавчины различаются не только по специализации, но и по биологии. Ржаная форма *P. graminis*, например, может зимовать не только в виде телиоспор, но и по некоторым данным в виде мицелия в корневищах пырея.

У специальных форм на культурных видах известны физиологические расы, поражающие только определенную группу генетически близких сортов. Таким образом, каждая форма представляет собой подвижную популяцию, состав которой изменяется путем мутаций генов вирулентности или гибридизации при половом процессе. Это приводит к изменению численности рас внутри популяции, исчезновению или изменению числа одних рас, появлению новых рас. Изменения внутри популяций могут привести к потере устойчивости к ржавчине ценных сортов культурных злаков.

Кроме стеблевой ржавчины, на хлебных и других злаках широко распространена бурая или листовая ржавчина пшеницы — *P. triticina.* В Европейской части России она зимует в основном на озимых посевах в урединиостадии. В

Восточной Сибири цикл развития этого гриба связывают с промежуточным хозяином — лещицей (*Isopyrum fumarioides*). Для Европейской части России в качестве промежуточного хозяина возбудителя бурой ржавчины указывают на виды василистника (*Thalictrum*). Однако полный цикл развития этого вида осуществляется редко. На пшенице, ячмене и других злаках в отдельные годы крайне вредоносна жёлтая ржавчина — *P. striiformis*, в цикле развития которой известны только урединио- и телиоспоры. На овсе часто встречается корончатая ржавчина — *P. coronata*, промежуточный хозяин которой — крушина слабительная.

Урединиоспоры ржавчинных грибов (летние споры) могут переноситься воздушными потоками на значительные расстояния и при попадании на восприимчивый сорт растения-хозяина и накопления на нем инфекции вызывать массовое заражение и значительные потери урожая. Подсчитано, что потери зерновых от ржавчины составляют в ежегодно среднем одну восьмую часть урожая в мировом масштабе.

Поэтому особое внимание фитопатологов, специалистов по защите растений уделяется наблюдениям за появлением очагов инфекции в отдельных районах и возможным распространением спор ржавчинных грибов в другие регионы. Постоянно проводятся наблюдения за составом рас в популяциях и работы по селекции устойчивых сортов.

На двудольных растениях вредоносны: на подсолнечнике — *P. helianthi*, на люцерне — *Uromyces striatus*, на малине — *Phragmidium rubi-idaei* (рис. 144,*3*), на горохе — *Uromyces pisi*, на яблонях и грушах — виды рода *Gymnosporangium* (144, *9*).

Вредоносны также ржавчина льна *Melampsora lini* (рис. 146, *11*), ржавчина смородины — *Cronartium ribicola*, со специальными формами на чёрной, красной смородине и крыжовнике (рис. 146, *1*). Эции этого вида развиваются на веймутовой сосне и сибирском кедре.

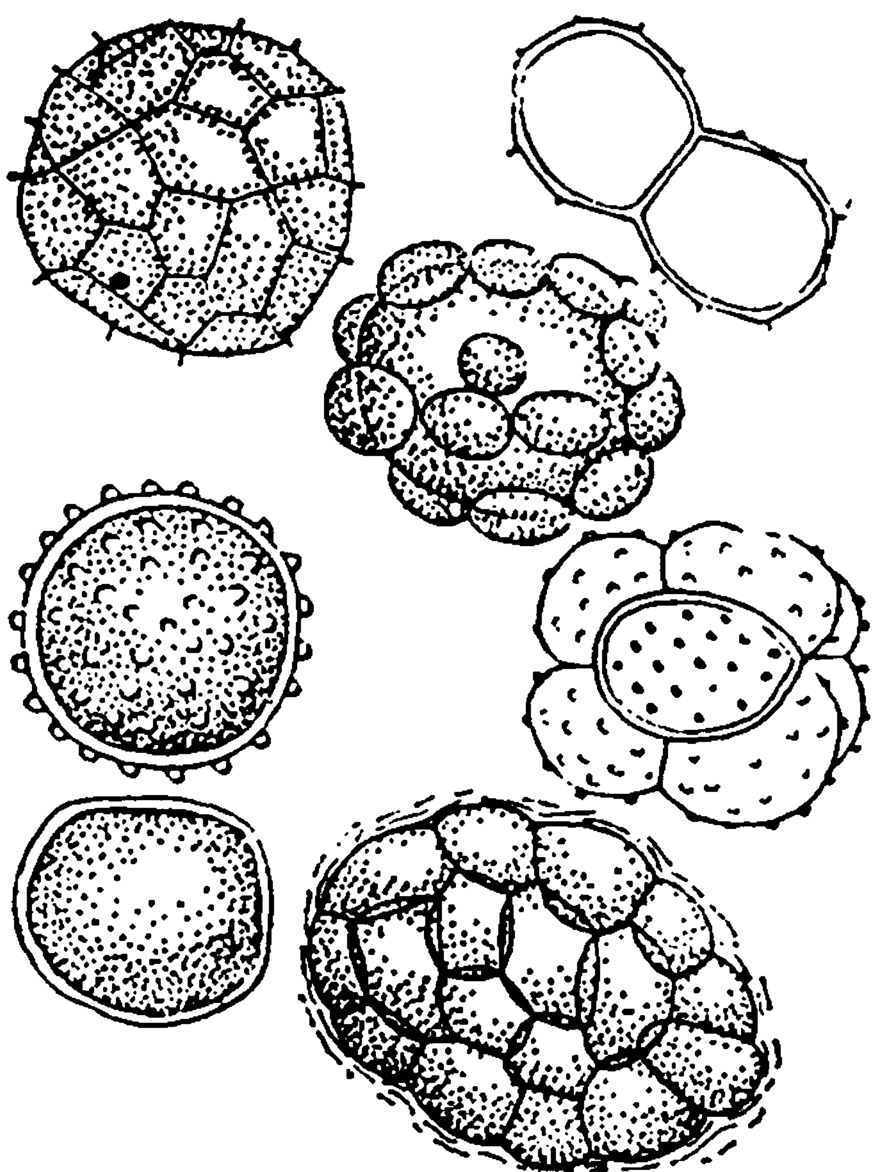
В порядке ржавчинных грибов наиболее примитивно семейство мелампсоровых, представители которого паразитируют на хвойных, на папоротниках и лишь немногие на двудольных. Телиоспоры у них соединены в плотные корочки, столбики, что затрудняет их рассеивание (рис. 146). Наоборот, у семейства пукциниевых телиоспоры свободно сидят на ножках и легко рассеиваются по воздуху (рис. 144, 145). Паразитируют на злаках и на двудольных.

Происходят ржавчинные грибы вероятно от общих с септобазидиальными грибами предков. У грибов из указанной группы развиваются склероспоры, из которых вырастают базидии, напоминающие базидии ржавчинных. Вероятно, склероспоры можно считать прототипом телиоспор ржавчинных грибов.

Класс устилягиномицеты — *Ustilaginomycetes*[1]

Половой процесс соматогамия как в классе *Basidiomycetes*, но базидии образуются из характерных толстостенных спор — устоспор, в которых происходит кариогамия. Включает 2–7 порядков, из которых наиболее практически важен порядок Головнёвые — *Ustilaginales*, состоящий, по данным Dictionary of

[1] *Ustomycetes* (Dictionary of the Fungi, 1995).



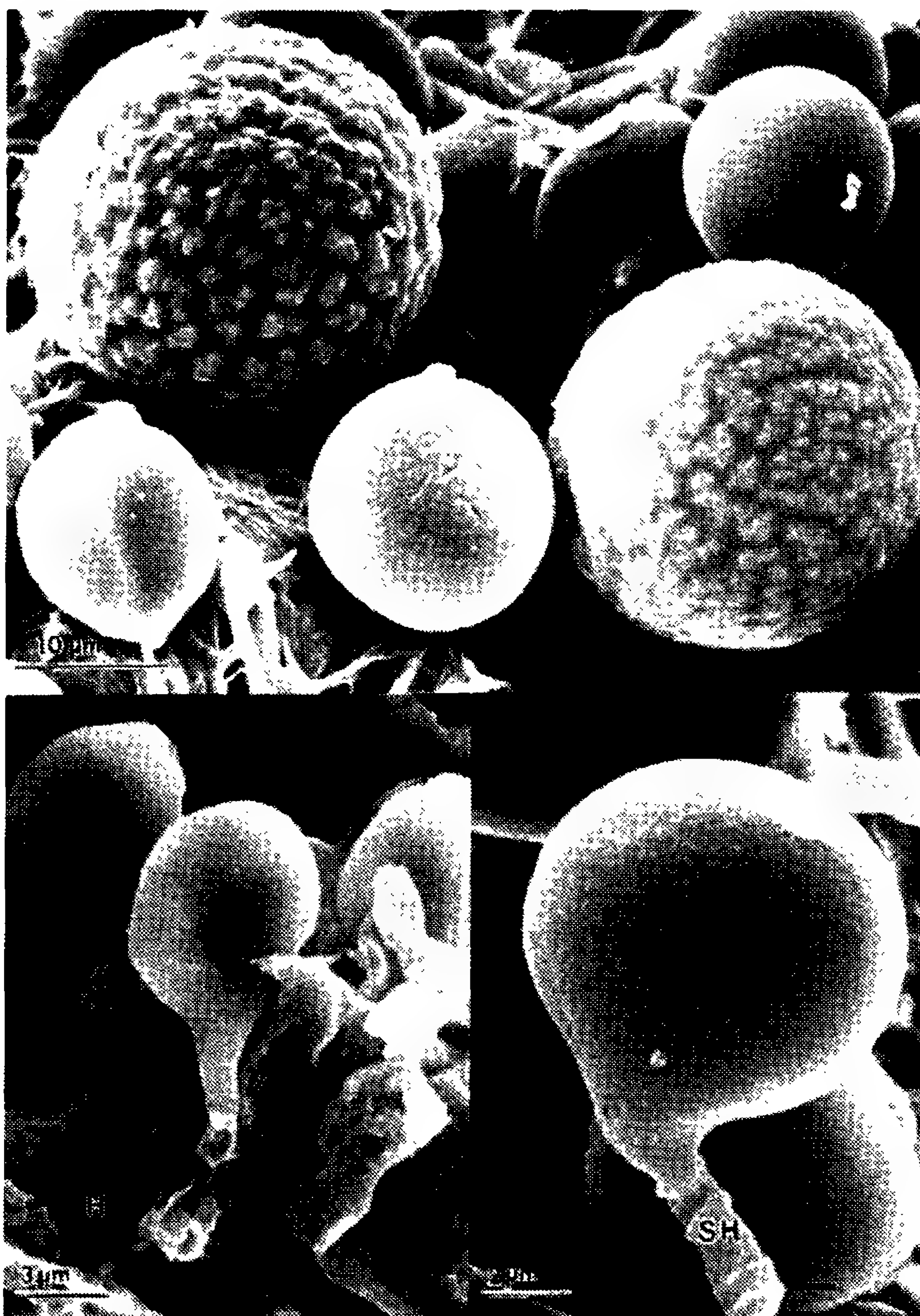


Рисунок 147. Рисунок устоспор головневых грибов; устоспоры *Tilletia indica* (СЭМ — htth://www.lsvl.la.asu.edu).

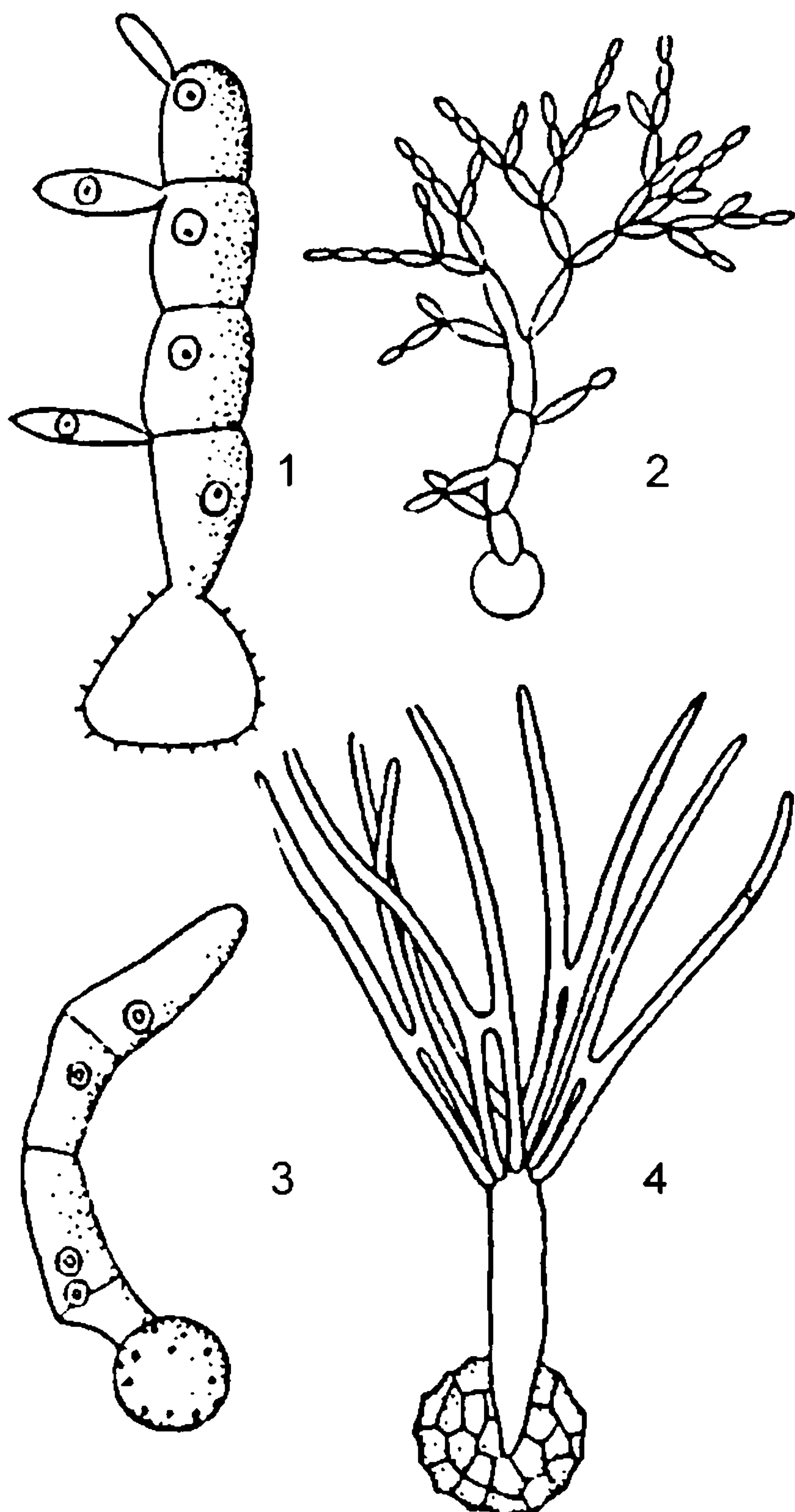


Рисунок 148. Прорастание устоспор головневых грибов: 1 — *Ustilago;* 2 — *Ustilago maydis;* 3 — *Ustilago nuda*; 4 — *Tilletia tritici.*

the Fungi (2001), из 14 семейств. По этим же данным головнёвые грибы включают примерно 1200 видов из 50 родов.

Порядок Головнёвые — *Ustilaginales*

Грибы этого порядка паразитируют на многих цветковых растениях. Они поражают цветки, семена, разрушая их. Некоторые виды поражают листья, стебли, редко корни. На поражённых органах появляются тёмные полосы, вздутия, иногда всё растение или его часть деформируется. Места поражения превращаются в чёрную, пылящую или мажущуюся массу, представляющую собой скопление устоспор (или головнёвых спор) (рис. 147).

Дикариотический мицелий головнёвых грибов распространяется по межклетникам заражённых растений. В клетки гриб

проникает при помощи гаусториев. После проникновения в ткани растений мицелий во многих случаях долго находится в тканях больного растения, не влияя на его внешний облик. Лишь головнёвые грибы, паразитирующие на злаках, вызывают некоторое угнетение роста растений.

После образования метёлок или колосьев гриб заполняет образующиеся завязи скоплением устоспор, образовавшихся из мицелия. При заражении вегетативных органов болезнь может проявляться сразу после заражения в виде просвечивающих сквозь эпидермис тёмных полос или вздутий, в которых развивается масса устоспор.

Устоспоры прорастают чаще четырёхклеточной, реже одноклеточной базидией (рис. 148). Дальнейшее развитие базидиоспор происходит различно у разных видов.

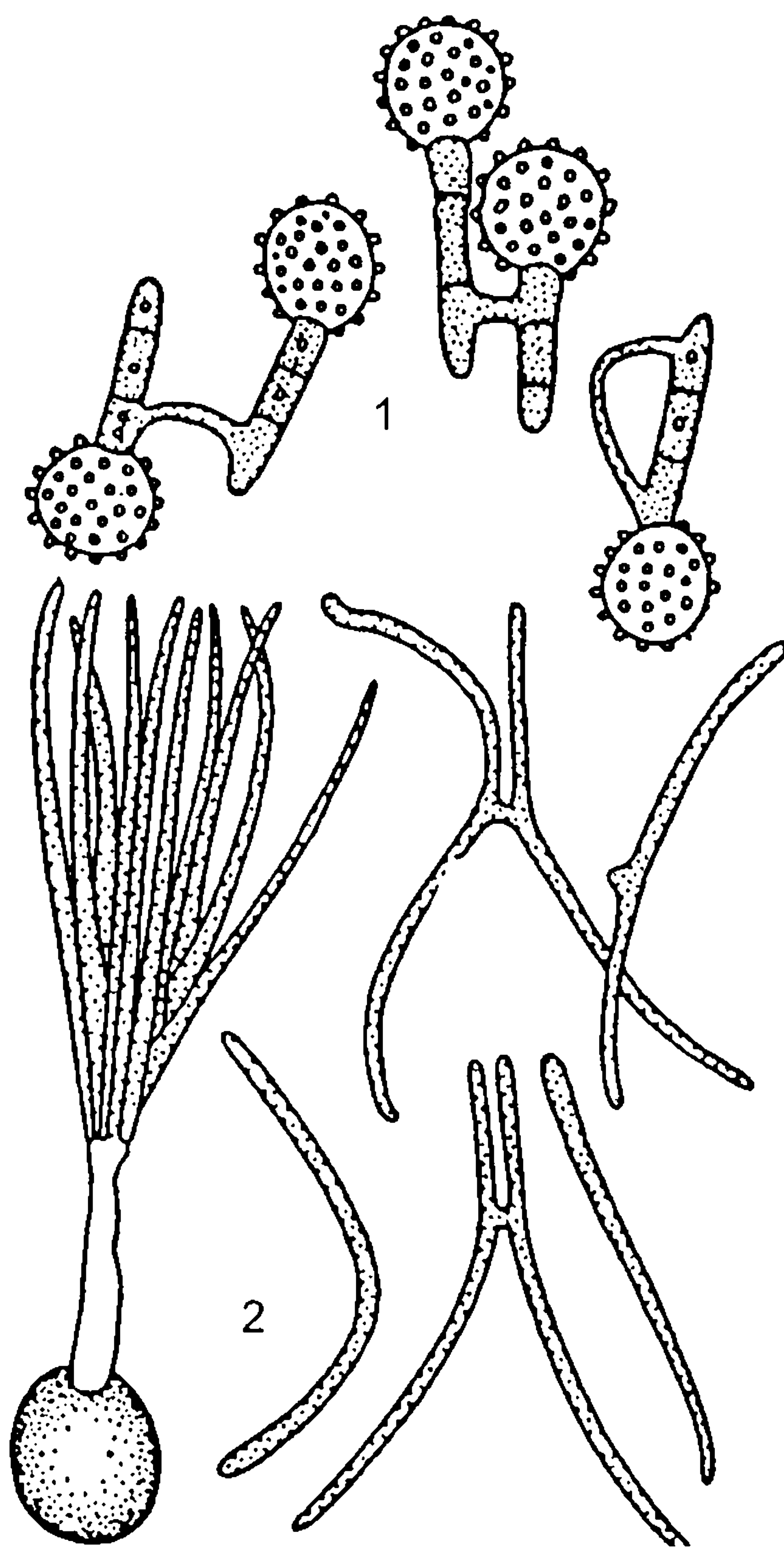


Рисунок 149. Копуляция базидиоспор у головневых грибов: 1 — *Ustilago*; 2 — *Tilletia*.

У возбудителя головни проса *Sphacelotheca* (*Ustilago*) *panici-miliacei* базидиоспоры гаплоидные. Попав в почву, они копулируют между собой или почкуются, и копуляция происходит между почкующимися клетками. При этом копулируют базидиоспоры или почки с разными половыми знаками + и – (рис. 149). После заражения всходов дикариотическим мицелием болезнь проявляется лишь ко времени образования цветочных метелок в виде вздутий, состоящих из остатков мицелия и устоспор, покрытых плёнкой из остатков мицелия. После разрушения плёнки устоспоры распыляются и дальнейшее развитие гриба происходит так, как указано выше. Также происходит развитие возбудителей стеблевой головни ржи (*Urocystis occulta*), твёрдой головни пшеницы (*Tilletia tritici*), каменной и чёрной головни ячменя (*Ustilago hordei*), головни овса (*Ustilago avenae*). У последнего вида прорастание устоспор и образование диплоидного мицелия происходит тотчас после попадания их под кроющие чешуйки зёрен. Под ними мицелий зимует, весной заражая растения. Возбудитель карликовой головни пшеницы (*Tilletia controversa*) заражает всходы только после выхода их на поверхность почвы.

У возбудителей пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*) и ячменя (*U. nigra*) устоспоры распыляются во время цветения растений-хозяев. После попадания на рыльца цветков они прорастают четырёхклеточной базидией с диплоидным ядром. Затем происходит редукционное деление и образование гаплоидных ядер. Дикарион возникает путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую или путем копуляции соседних клеток базидии или клеток соседних базидий. Из ставшей двуядерной клетки образуется дикариотический мицелий, проникающий в завязь по пыльцевой трубке. Семя при этом развивается нор-



Рисунок 150. Пузырчатая головня кукурузы *Ustilago maydis* (http://www.micologia/net).

мально, хотя в тканях его эндосперма, а часто и в зародыше находится мицелий гриба. Попадая в почву, заражённые семена прорастают нормально, но вместе с ростком растёт и находящийся внутри семян мицелий патогена. По мере роста растений мицелий продвигается в тканях по межклетникам, скапливаясь особенно в точке роста. Затем гриб проникает в залагающийся колос, разрушает зерно и колоски, обильно разрастается, распадаясь в конечном итоге на устоспоры. В выходящих из листовых влагалищ колосьев сохраняются лишь стержень и разрушенные боковые колоски. Все остальные части колоса превращаются в массу устоспор, которые ветром разносятся на цветущие растения. Устоспоры прорастают без периода покоя. Дальнейшее развитие патогена происходит так же, как указано выше.

Возбудитель пузырчатой головни кукурузы — *Ustilago maydis* поражает вегетативные органы растения, а также женские и мужские цветки, початки. Восприимчивы к головне молодые растения, а у взрослых лишь молодые растущие ткани (рис. 150). Устоспоры возбудителя пузырчатой головни прорастают в четырёхклеточную базидию. Ещё на базидии базидиоспоры начинают почковаться, почкующиеся клетки отпадают, воздушными течениями переносятся на восприимчивые органы кукурузы, где они копулируют с клетками, имеющими

разные половые знаки (+ и –). В результате копуляции возникает дикариотический мицелий, который и заражает растения. В тканях растения мицелий разрастается, вызывая местные поражения в виде галлов или вздутий, заполненных устоспорами патогена. Устоспоры могут тотчас прорастать и заражать новые ткани.

В порядке головневых два семейства — устилаговых — *Ustilaginaceae* — с разделёнными поперечными перегородками четырёхклеточными базидиями (фрагмобазидии) и тиллециевых — *Tilletiaceae* — с одноклеточной (не разделённой перегородками) базидией и базидиоспорами, развивающимися на её конце[1].

В семействе *Ustilaginaceae* наиболее обширен род *Ustilago*. У видов этого рода тёмноокрашенные шиповатые, реже гладкие устоспоры. Виды этого рода поражают главным образом репродуктивные органы злаков. У немногих видов заболевание проявляется на вегетативных органах. Особенно большой вред здесь приносит пузырчатая головы кукурузы (*U. zeae*). На территории бывшего СССР известно около 100 видов рода *Ustilago*.

В роде *Sorosporium* устоспоры собраны в клубочки, окружены студенистой оболочкой. Оболочка позднее исчезает и клубочки распадаются на отдельные споры. Устоспоры шаровидные, иногда слегка угловатые, различных оттенков коричневатого цвета. На территории бывшего СССР известно 30 видов. Наиболее известен *S. reilianum* — возбудитель пыльной головни кукурузы.

У грибов из рода *Sphacelotheca* споровая масса вначале прикрыта оболочкой, состоящей из стерильных гиф патогена и разрушенных тканей растения. Устоспоры распыляются после разрыва оболочки, они шаровидные, одиночные, оливковые, у большинства видов шиповатые. *S. panici-miliacei* вызывает головню метелок проса.

В семействе *Tilletiaceae* основной род *Tilletia*. Устоспоры шаровидные, крупные, споровая масса часто с характерным селедочным запахом. Базидии одноклеточные с четырьмя серповидными базидиоспорами, развивающимися на конце базидии. В роде около 80 видов.

Род *Urocystis*. Поражение растений этим грибом проявляется на надземных, вегетативных органах, редко на корнях и соцветиях. На листьях и стеблях появляются чёрные полосы, небольшие вздутия, прикрытые тонким слоем эпидермиса, споры распыляются после его разрыва. Устоспоры в клубочках, по 3–10 клеток в каждой споре, из которых одна-две тёмные центральные, окружённые несколькими небольшими неокрашенными клетками. Прорастают только центральные клетки. Базидия короткая, цилиндрическая с пучком базидиоспор на вершине. В роде 60 видов.

В роде *Entyloma* около 100 видов, поражающих листья, стебли, цветоножки, черешки, на которых образуются пятна или небольшие вздутия, наполненные одиночными устоспорами, разных оттенков коричневого цвета. Они гладкие, иногда с двойной оболочкой. *E. dactylidis* — возбудитель листовой головни ежи сборной.

---

[1] В последние годы по результатам изучения ультраструктуры септ и особенностей взаимодействия с растениями-хозяевами, а также данным анализа нуклеотидных последовательностей гена 28S рРНК предлагается разделить *Ustilaginomycetes* на 10 порядков. В настоящем издании принята классическая схема разделения головнёвых грибов на 2 семейства.

О происхождении головнёвых грибов наиболее вероятны два предположения. Ряд ученых считают, что эти грибы произошли от некоторых видов сапротрофных дрожжей (роды *Tilletaria* , *Rhodosporidium* и другие, так называемые базидиальные дрожжи), имеющих сходный с головнёвыми цикл развития. Другие полагают, что головнёвые грибы произошли от простейших аурикуляриевых, у которых имеется четырёхклеточная базидия, разделённая перегородками.

У головнёвых грибов и питающих растений вследствие своеобразной параллельной эволюции близки требования к условиям жизни. Например, у возбудителя твёрдой головни пшеницы *Tilletia tritici* температурный оптимум для прорастания устоспор и заражения растений близок таковому для появления проростков семян пшеницы. Поэтому если температура почвы близка к оптимальной (12°С) для растения и патогена, поражение растений бывает особенно сильным.

У возбудителей пыльной головни пшеницы и ячменя *Ustilago tritici* рассеивание устоспор приурочено ко времени цветения злаков. Этим обеспечивается массовое попадание спор на цветки. Находящиеся в почве устоспоры головнёвых грибов сохраняют жизнеспособность лишь до прорастания. Если проросшие споры не находят поблизости восприимчивого растения, мицелий и базидии быстро разрушаются почвенными микроорганизмами. Поэтому главное значение для инфицирования проростков имеют споры, находящиеся на семенах, внутри их или на неразложившихся растительных остатках.

В нашей стране наибольший вред приносят возбудители следующих заболеваний: на пшенице — пыльная головня *Ustilago tritici*, твёрдая или вонючая — в южной части страны это *Tilletia foetida*, в средней и северной полосе — *T. caries*, местами вредит карликовая головня *T. controversa* и редко стеблевая — *Urocystis tritici*. На овсе, близкие по биологии *Ustilago avenae* и *U. levis*, на ячмене — пыльная головня *U. nuda*, черная *U. nigra* и каменная — *U. hordei* ; на ржи — стеблевая головня — *Urocystis occulta*, местами твёрдая *Tilletia secalis*. Просо поражается пыльной головней *Sphacelotheca panici-miliacei*, лук листовой — *Urocystis cepulae*.

Порядок экзобазидиальные — *Exobasidiales*

В порядке экзобазидиальных базидии формируются непосредственно на мицелии. Плодовые тела отсутствуют. Ранее грибы этого порядка относили к гименомицетам. Считалось, что эта группа отличается от типичных гименомицетов отсутствием плодовых тел, связанным с паразитизмом на растениях. Однако в настоящее время эти грибы включают в класс Устилагиномицеты в качестве порядка.

Причинами этому являются: 1. Наличие перегородки гиф с простыми порами. Этим признаком они отличаются от холобазидиомицетов, перегородки гиф которых имеют особый сложный тип септ — долипоровую. 2. Сравнительное изучение последовательности нуклеотидов 5S rRNA показывает близость экзобазидиальных к головневым грибам. 3. При выращивании на искусственных средах мицелий экзобазидиальных может иметь дрожжеподобный рост, как и у головневых грибов.

Все экзобазидиальные грибы — паразиты цветковых растений. Мицелий этих грибов развивается в вегетативных частях растений-хозяев и вызывает гипертрофию тканей. Чаще всего экзобазидиальные грибы поражают растения и семейства вересковых, реже других цветковых. Цикл развития грибов этой группы был открыт выдающимся русским микологом, одним из основоположников современного учения о болезнях растений М.С. Ворониным в 1867 г. В порядке одно семейство, которое содержит 4 рода, около 50 видов.

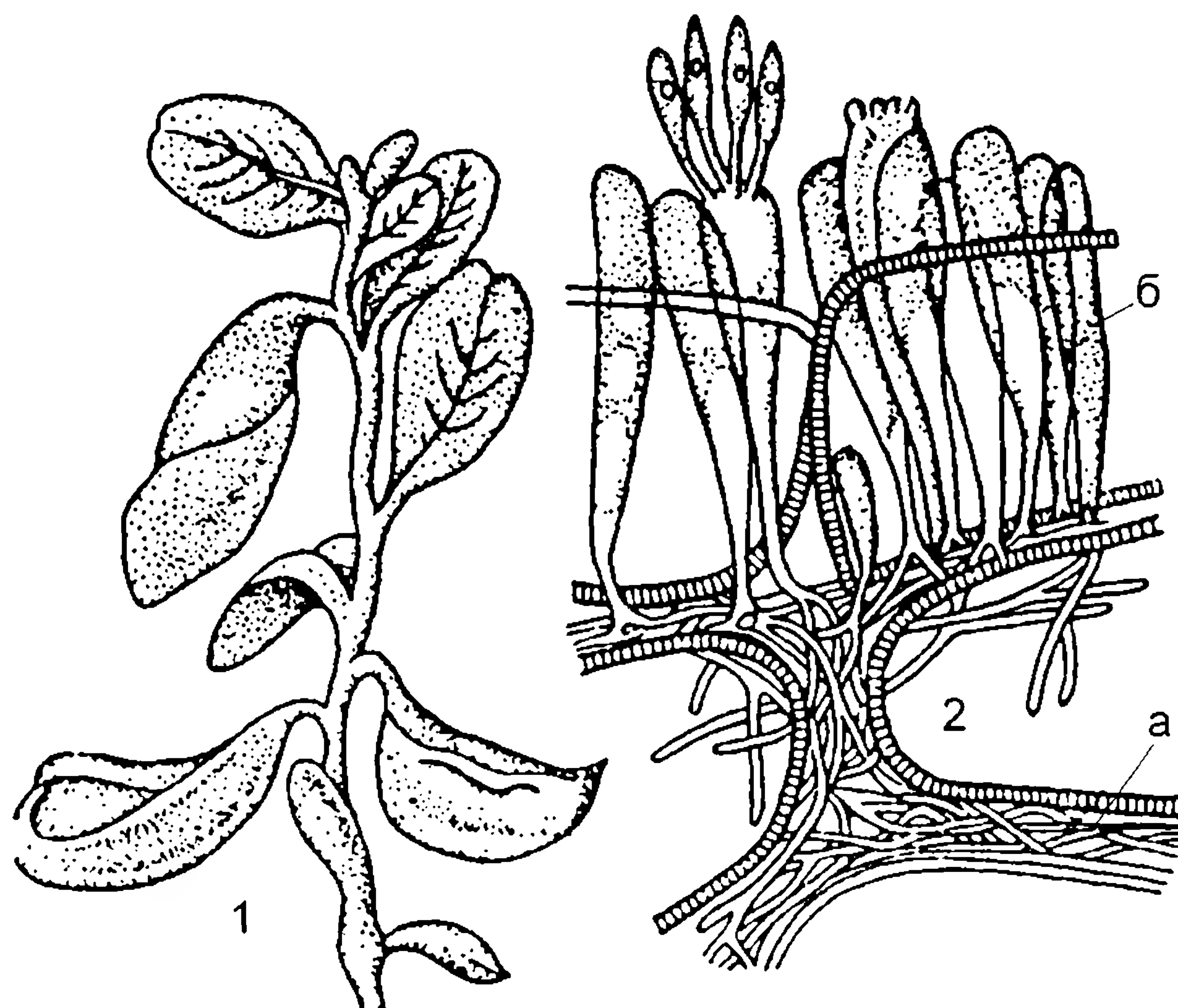


Рисунок 151. *Exobasidium vaccinii* — экзобазидиум брусничный: 1 — внешний вид пораженного растения, 2 — разрез пораженного растения: а — гифы гриба в тканях растения, б — несомкнутый слой базидий с базидиоспорами.

Грибы этой совсем небольшой группы знакомы почти каждому любителю природы, который живет в зоне хвойных лесов. Почти во всех таежных лесах до северной границы леса в Заполярье очень часто встречается экзобазидиум брусничный — *Exobasidium vaccinii* (рис. 151). Под эпидермисом растений брусники, который впоследствии разрушается, прямо на мицелии образуется слой параллельно расположенных базидий. На каждой базидии развиваются 2 или 4 (реже 6 или 8) одноядерные базидиоспоры, которые распространяются ветром и заражают новые растения. Мицелий вызывает гипертрофию тканей хозяина. В начале или середине лета листья, а иногда и молодые стебли брусники деформируются: зараженные участки листьев разрастаются, поверхность участка на верхней стороне листьев становится вогнутой и приобретает красную окраску. На нижней стороне листьев пораженные участки выпуклые, снежно-белые. Деформированный участок становится толще (Рв 3–10 раз в сравнении с нормальными листьями). Иногда деформируются стебли: они утолщаются, искривляются и становятся белыми. Изредка поражаются и цветки.

Под микроскопом легко установить большие изменения в строении ткани листа. Клетки заметно больше нормальных размеров (гипертрофия), их больше нормы. В клетках пораженных участков отсутствует хлорофилл, зато в клеточном соке появляется красный пигмент — антоцианин. Он придает пораженным листьям красную окраску. Между клетками листа брусники видны гифы гриба, их больше около нижней поверхности листа. Между эпидермальными клетками растут более толстые гифы; на них, под кутикулой, развиваются молодые базидии. Кутикула разрывается, сбрасывается кусками, а на каждой зрелой базидии образуются 2–6 веретеновидных базидиоспоры. От них и появляется заметный на нижней стороне пораженного листа нежный инееподобный белый налет. Базидиоспоры, попадая в каплю воды, становятся скоро 3—5-клеточными. С обоих концов споры вырастает по тонкой гифе, с концов которой отшну-

ровываются мелкие конидии. Они могут, в свою очередь, образовывать бластоспоры. Иначе прорастают те базидиоспоры, которые попадают на молодые листья брусники. Возникающие при их прорастании гифы проникают через устьица листьев в растение, и там образуется мицелий. Уже через 4–5 суток на листьях появляются желтоватые пятна, а еще через неделю заболевание брусники имеет типичную картину. Образуются базидии, освобождаются новые споры. Полный цикл развития гриба требует менее двух недель.

Экзобазидиум брусничный паразитирует также на голубике и других видах рода *Vaccinium,* а также на видах рода рододендрон (*Rhododendron*), багульник (*Ledum*) и некоторых других. В Северной Америке этот вид имеет практическое значение, т.к. паразитирует на культивируемой клюкве крупноплодной.

На чернике паразитирует другой вид *E. mirtilli*, вызывающий сходные симптомы поражения растений, но отличающийся по размеру спор и некоторым физиологическим признакам.

Виды рода экзобазидиум могут вызывать пятна и утолщенные подушки на листьях, галлы, “ведьмины метлы”, развитие уродливых ветвей растения-хозяина. Нередко на одном виде растения встречаются два вида экзобазидиума, которые отличаются друг от друга характером поражения. Например, на рододендроне желтом на Кавказе встречаются 2 вида — *E. dubium* и *E. horvathianum*; первый из них вызывает желтые пятна на листьях, а второй — образование мясистых округлых галлов диаметром до 7 см. Важным паразитом чайного куста является *E. vexans*, приносящий большой ущерб плантациям чая.

К роду *Exobasidium* близок арктальпийский род арктикомицес — *Arcticomyces,* у видов которого под базидиями образуется плотное сплетение гиф — строма, что можно считать этапом или наоборот рудиментом плодового тела, редуцированного в связи с паразитическим образом жизни. Арктикомицес Варминга — *A. warmingii* паразитирует на камнеломке (*Saxifraga* spp.).

У видов тропического рода *Kordyana,* обитающих в тропиках Азии, базидии закладываются в дыхательной полости пораженного листа и высовываются небольшими пучками через устьица вместе с перепутанными стерильными гифами. Виды этого рода вызывают на листьях традесканций и некоторых пальм пятна неправильной формы.

Basidiomycota — монофилетическая группа, что подтверждается большинством результатов секвенирования рибосомной РНК. Включает около четверти всех описанных видов грибов. Очень разнообразны по трофическому признаку: сапротрофы, паразиты (преимущественно растений), симбиотрофы (микоризные грибы).

Предполагается, что отделы *Basidiomycota* и *Ascomycota* представляют собой близкие группы грибов, развивающиеся либо параллельно, либо базидиомицеты произошли от некоторых групп аскомицетов или эти группы произошли от общего предка. Результаты молекулярных исследований подтверждают близость указанных групп. Это нашло отражение в некоторых системах грибов, в которых аскомицеты и базидиомицеты объединяются в общие таксоны. Например, отдел *Dikaryomycota*, включающий классы *Ascomycetes* и *Basidiomycetes.* Или отдел *Dikaryomycota* разделяют на два подотдела — *Ascomycotina* и *Basidiomycotina.*

Анаморфные[1], несовершенные, или митоспоровые[2] грибы

Сюда относятся грибы с клеточным мицелием, утратившие в ходе эволюции половую стадию (сумчатую или реже базидиальную) и размножающиеся только бесполым путем — конидиями или вегетативно почкованием. Таким образом, виды этой группы связаны происхождением с аскомицетами и базидиомицетами и рассматриваются как новая, находящаяся в процессе становления эволюционная ветвь грибов полифилетического происхождения. Эволюция группы на данном этапе направлена на усовершенствование конидиального аппарата — основного органа размножения и на компенсацию отсутствующего полового процесса другими механизмами (гетерокариозом, парасексуальным процессом), которые обеспечивают этим грибам новые механизмы микроэволюции.

Выявление принадлежности видов этой группы к отделам сумчатых или базидиальных грибов возможно только по молекулярно-генетическим и микроморфологическим (строение септы, наличие пряжек и т.д.) признакам.

У некоторых, однако далеко не всех видов этой группы, установлена связь между бесполым спороношением (анаморфами) и половой стадией (телеомор-

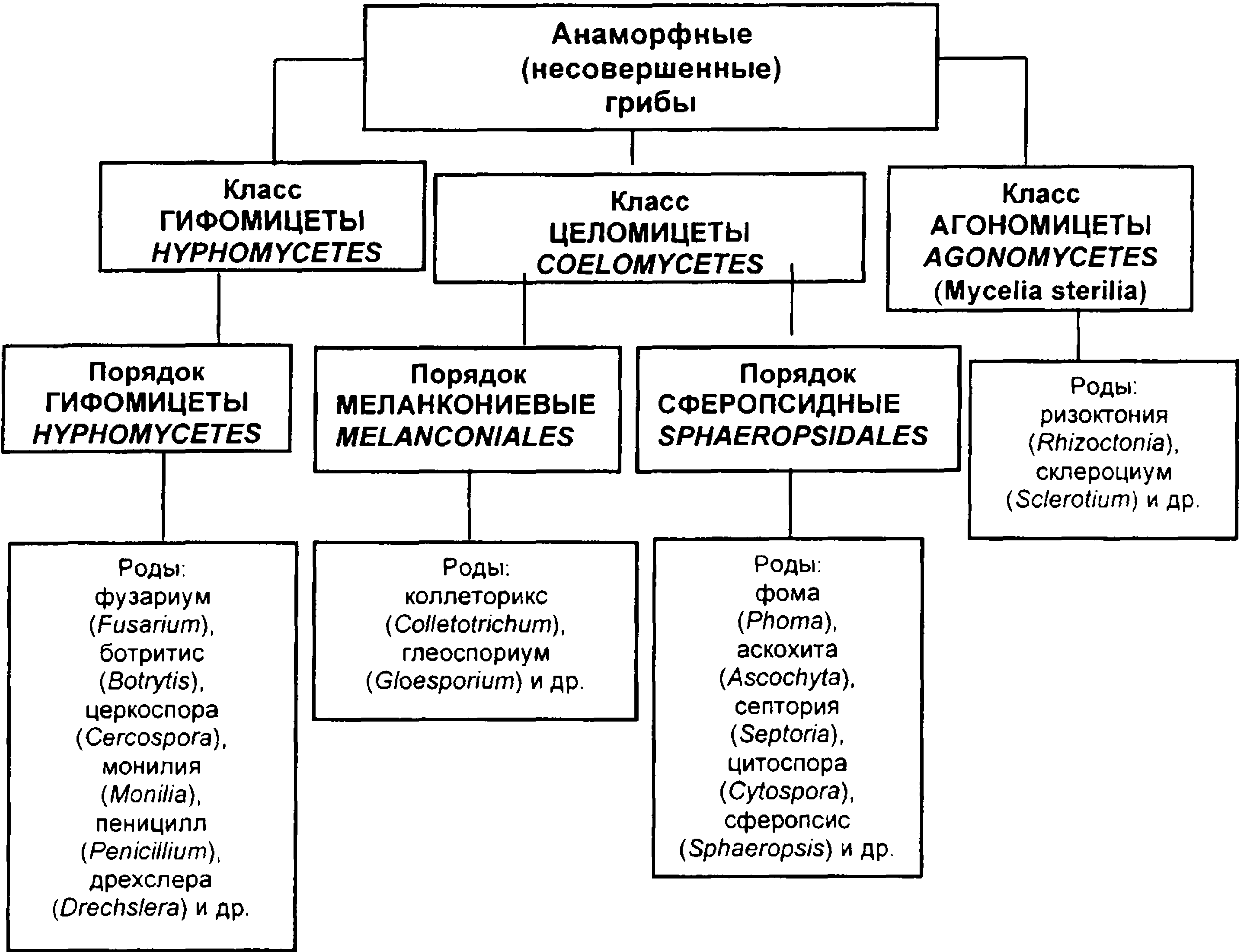


Рис. 152. Система анаморфных грибов.

[1] Dictionary of the Fungi, 2001.

[2] Dictionary of the Fungi, 1995.

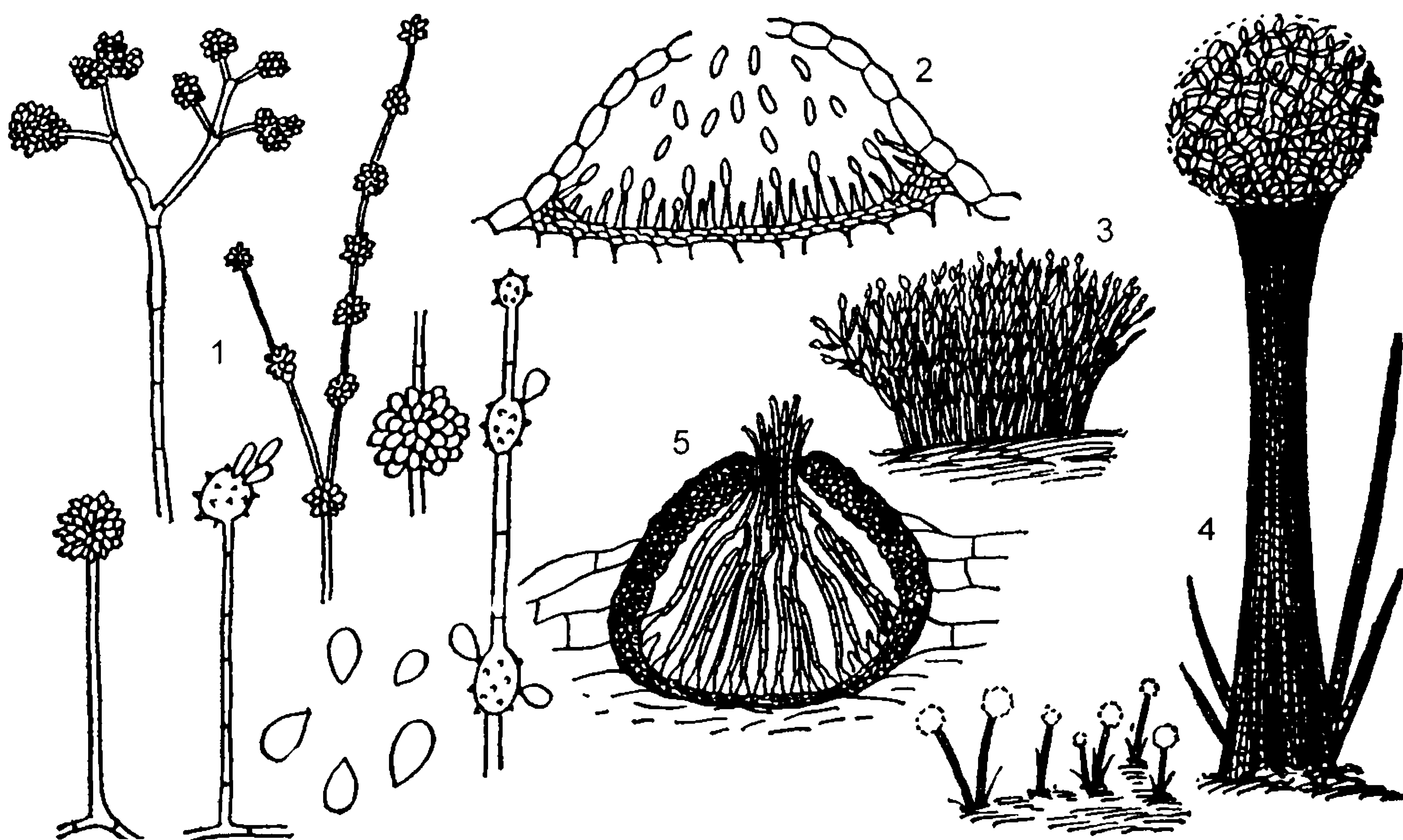


Рисунок 153. Спороношения анаморфных грибов: 1 — одиночные конидиеносцы с конидиями; 2 — ложе, 3 — спородохий, 4 — коремии; 5 — пикнида.

фой). Поэтому, хотя некоторые исследователи рекомендуют относить отдельные виды этой группы с известными телеоморфами к соответствующим группам сумчатых или базидиальных грибов, прагматический подход приводит к созданию формальной, далекой от филогенетической, но пригодной для идентификации системе, которая в большинстве случаев принимается в настоящее время (рис. 152). Она включает 3 класса: Гифомицеты — *Hyphomycetes*; Целомицеты — *Coelomycetes;* Агономицеты — *Agonomycetes.*

Анаморфные грибы широко распространены в природе. Они входят в состав многочисленных экологических групп грибов: почвенных, ксилофильных (обитающих на древесине), паразитов растений, хищных (улавливающих микроскопических животных и питающихся ими), водных, микофильных (обитающих как паразиты на других грибах), энтомофильных (паразитирующих на насекомых) и других.

К этой группе относится большое число фитопатогенных видов, вызывающих болезни многих сельскохозяйственных культур: зерновых, картофеля, свеклы, льна, хлопчатника, овощных, плодовых и декоративных растений. Многие виды вызывают порчу кормов и продуктов питания.

Среди анаморфных грибов есть виды — продуценты антибиотиков и ферментов. Их широко используют в микробиологической промышленности. Грибы– паразиты насекомых вредителей растений и фитопатогенных грибов используют в борьбе с болезнями и вредителями растений.

Велика роль этой группы грибов в природе как редуцентов растительных остатков, участников почвообразовательного процесса. Есть среди анаморфных грибов виды, патогенные для человека и животных, а также виды, которые, поселяясь на фураже и продуктах питания, выделяют токсины, которые могут вызвать тяжелые отравления животных и человека.

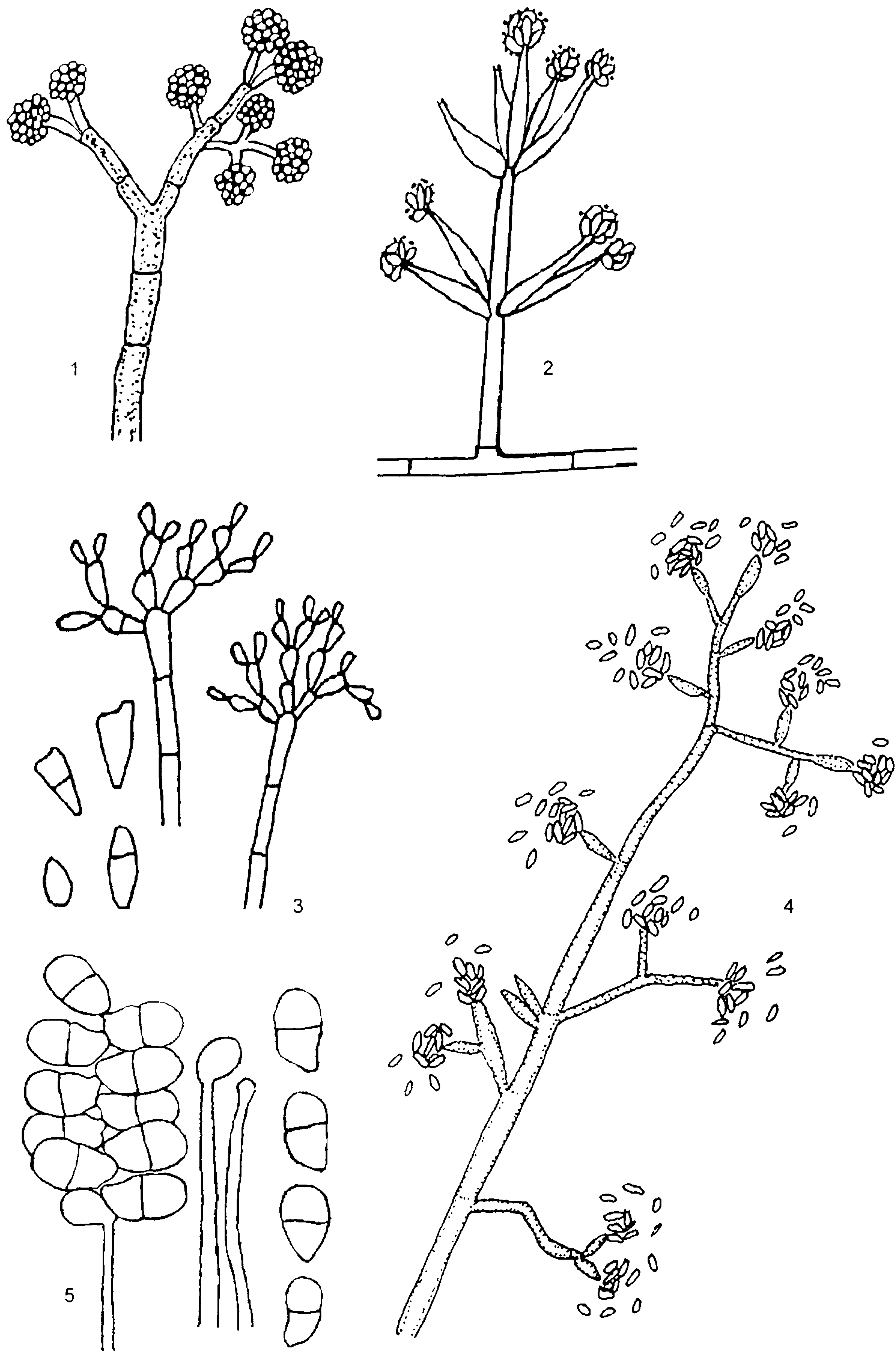


Рисунок 154. Анаморфные грибы: 1 — *Botrytis*, 2 — *Verticillium* 3 — *Cladosporium*, 4 — *Trichoderma*, 5 — *Trichothecium*.

По строению конидиального спороношения анаморфные, или несовершенные грибы, подразделяют на три формальных класса.

Класс *Hyphomycetes* с порядком *Hyphomycetales* включает виды со свободными, простыми или ветвящимися конидиеносцами, развивающимися на мицелии одиночно, или плотными пучками (**коремиями**) или соединенными в подушечки (**спородохии**) (рис. 153, *1, 3, 4*).

Гифомицеты подразделяют на четыре семейства, различающихся по строению и окраске конидиеносцев и конидий: монилиевые, демациевые, стильбелловые и туберкуляриевые.

Семейство монилиевые — Moniliaceae. У представителей этого семейства мицелий, конидиеносцы и конидии бесцветные, иногда конидии могут быть окрашены, но мицелий и конидиеносцы бесцветные всегда. Конидиеносцы — одиночные или собраны в небольшие, рыхлые группы (рис. 153, *1*). Семейство включает множество родов и видов. Главнейшие из них следующие.

Род монилиния — *Monilinia.* Мицелий у грибов этого рода в основном внутри субстрата, выступает на поверхность в виде пучков гиф. Конидии формируются в цепочках, а затем распадаются на отдельные клетки. Наиболее вредоносные виды *M. fructigena, M cinerea, M mali* — вызывают соответственно плодовую гниль семечковых, серую плодовую гниль косточковых и монилиальный ожог яблони.

Род ботритис — *Botrytis.* Конидиеносцы древовидно разветвленные, конидии эллиптические, собраны в головки. Многие виды паразитируют на растениях и вызывают гнили. *B. cinerea* — возбудитель серой гнили плодов, ягод и овощей, *B. allii* — возбудитель шейковой гнили лука (рис. 154, *1*).

Род ооспора — *Oospora.* Мицелий в основном поверхностный, конидиеносцы неразветвленные, короткие, конидии бочкообразные до шаровидных. Большинство видов сапротрофы. Патогенные грибы рода вызывают заболевание растений, получившее название ооспороз. *O. pustulans* — возбудитель ооспороза, или бугорчатой парши клубней картофеля; *O. lactis* — возбудитель гнили плодов томата.

Род оидиум — *Oidium.* Конидиеносцы у грибов этого рода слабо развиты, неветвящиеся, конидии в цепочках. Его виды представляют собой конидиальные стадии сумчатых грибов из порядка Эризифовые — возбудителей настоящей мучнистой росы. Например, гриб из класса Аскомицеты *Erysiphe cichoracearum* вызывает мучнистую росу на растениях из рода табаков *(Nicotiana).* Развитие гриба в основном проходит в конидиальной стадии, от которой он получил специальное название *O. tabaci.* Возбудитель оидиума, или мучнистой росы, винограда — *Uncinula necator* в конидиальной стадии носит название *O. tuckeri* (рис. 68, *6*).

Род вертициллиум — *Verticillium.* Для грибов этого рода характерны мутовчато разветвленные конидиеносцы, одноклеточные, мелкие конидии. Некоторые виды вызывают увядание хлопчатника, картофеля, овощных, ягодных и плодовых культур. Так, *V. dahliae* — возбудитель вертициллезного увядания хлопчатника, *V. albo-atrum* — возбудитель вертициллезного увядания и сухой гнили картофеля (рис. 154, *2*).

Род пенициллиум — *Penicillium.* Конидиеносцы на вершине кистевидно разветвлены, конидии в цепочках. Широко представлены в почве. Большое значение имеют представители рода, синтезирующие биологически активные ве-

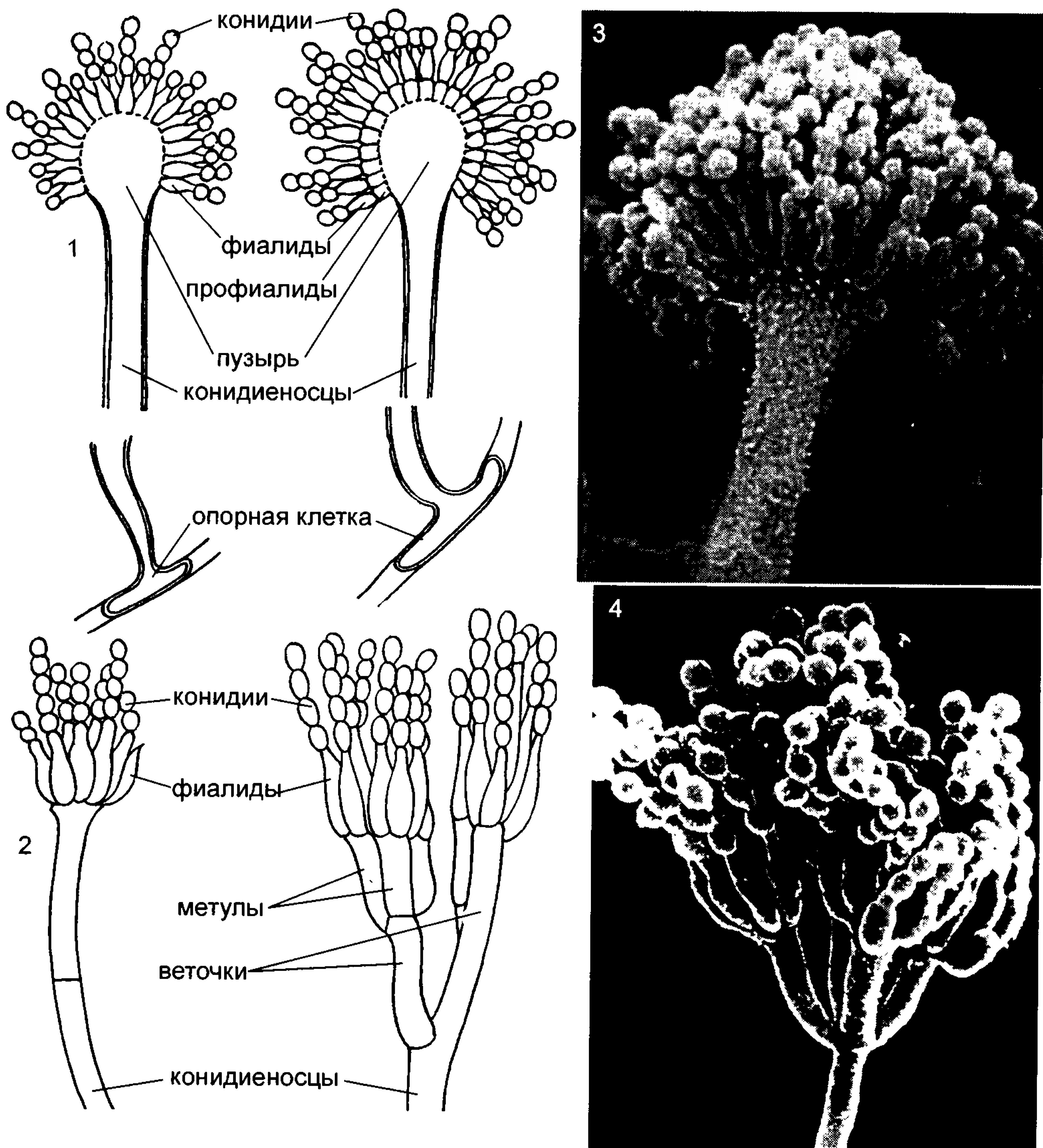


Рисунок 155. *Aspergillus* (1, 3), *Penicillium* (2, 4) — строение конидиеносцев (рис.), 3 — 4 — фото СЭМ (http://www.ehso.com).

щества — антибиотики. Почвенный сапротроф *P. chrysogenum,* из которого был получен первый антибиотик пенициллин, широко применяемый в медицинской практике и спасший сотни тысяч человеческих жизней. Немногочисленные фитопатогенные виды являются возбудителями голубой и зеленой плесени плодов цитрусовых, коробочек хлопчатника, луковиц и семян многих растений (рис. 155, *2,4*).

Род аспергиллус — *Aspergillus.* Для грибов этого рода характерны шаровидно или булавовидно вздутые конидиеносцы, несущие на вершине цепочки конидий. В основном почвенные сапротрофы. Фитопатогенные виды вызывают плесени: *A. niger* — возбудитель черной плесени на различных растительных субстратах. Представителей рода используют в микробиологической промыш-

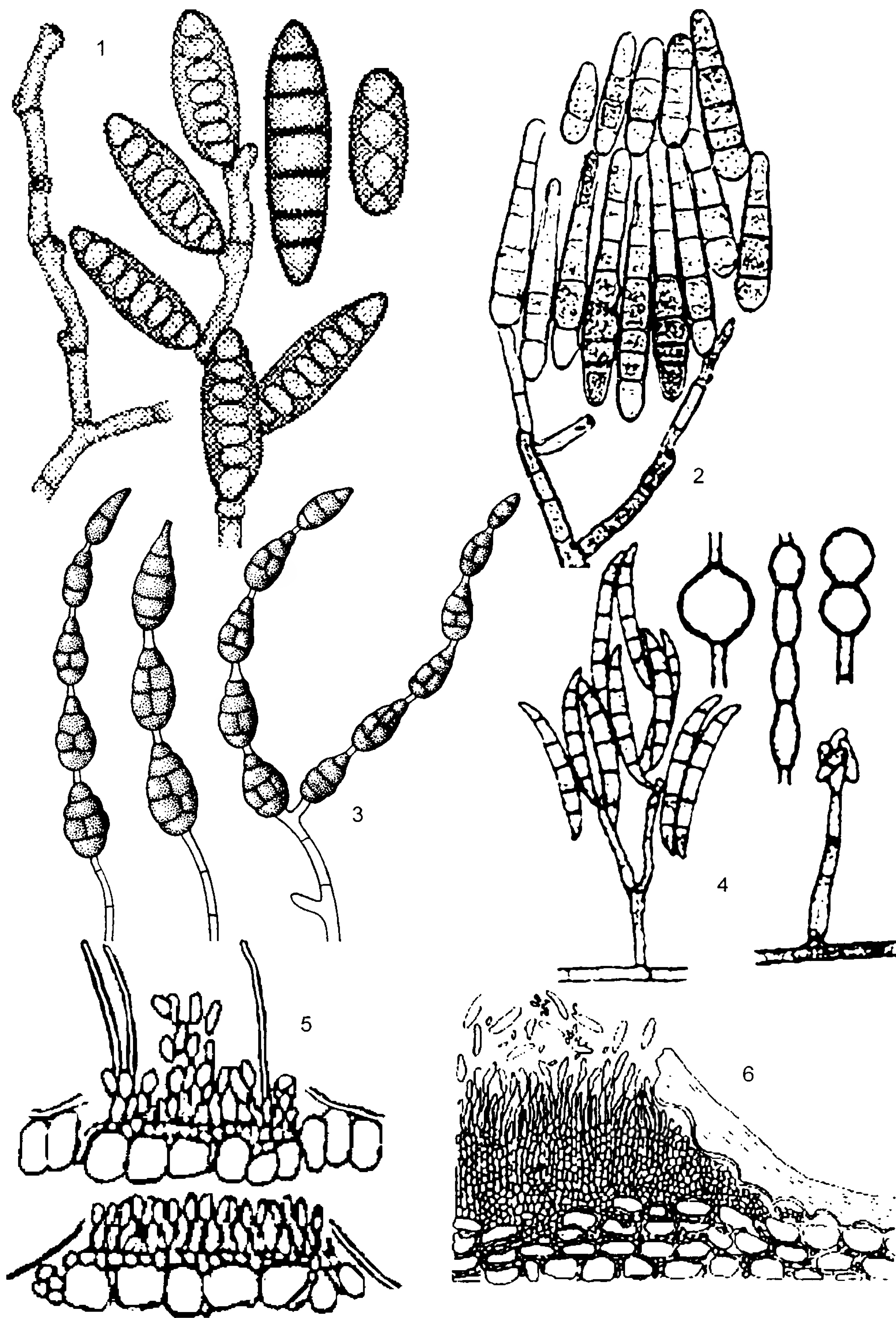


Рисунок 156. Анаморфные грибы: 1 — *Bipolaris;* 2 — *Drechslera* (http://www.ss.ngri.affrc.go.jp); 3 — *Alternaria*; 4 — *Fusarium*; 5 — *Colletotrichum* (http://www.tactri.gov.tw); 6 — *Gloeosporium*.

ленности. Например, *A. niger,* используется для получения органических кислот (лимонной и др.) и ряда ферментов (рис. 155, *1,3*).

Род триходерма — *Trichoderma.* Конидиеносцы мутовчато разветвленные. Конидии — шаровидные, собранные в головки. Отдельные виды вызывают гнили. Некоторые виды рода, например *T. viride,* используют в борьбе с фитопатогенными грибами (биометод) (рис. 154, *4*).

Род трихотециум — *Trichothecium.* У грибов этого рода конидиеносцы простые, удлиненные, конидии двухклеточные, бесцветные, одиночные или собранные в головку. Наиболее известен *T. roseum* — обычная розовая плесень — почвенный сапротроф, или сапротроф на растительных остатках (рис154, *5*).

Род рамулярия — *Ramularia.* Характерны простые, короткие конидиеносцы, выступающие пучками из устьиц на нижней стороне листьев, конидии цилиндрические или овальные с одной — тремя перегородками. С точки зрения фитопатологии представляет интерес *R. tulasnei* — возбудитель белой пятнистости листьев земляники.

Род мастигоспориум — *Mastigosporium.* Конидии у грибов этого рода продолговато-яйцевидные, с тремя — пятью перегородками и двумя нитевидными придатками. Фитопатогенный вид — *M. album* вызывает белую пятнистость листьев луговых злаков.

Семейство демациевые — *Dematiaceae.* У грибов этого семейства мицелий, конидиеносцы и конидии темно-окрашенные — оливковые, коричневые, бурые, черные. В отдельных случаях (виды рода церкоспора и др.) конидии могут быть почти бесцветными. Конидиеносцы — одиночные или собраны небольшими рыхлыми группами. Семейство включает ряд фитопатогенных видов, вызывающих опасные болезни растений. Главнейшие роды следующие.

Род кладоспориум — *Cladosporium.* Конидиеносцы слаборазветвленные, собраны в виде пучков, конидии одноклеточные или с одной-двумя перегородками, овальные, окрашенные. Фитопатогенные виды: *C. fulvum* — возбудитель бурой пятнистости листьев томата, *C. cucumerinum* — возбудитель бурой пятнистости плодов огурца (рис. 154, *3*).

Род фузикладиум (*Fusicladium*). Характерны короткие конидиеносцы, с одной-двумя перегородками, конидии вначале одноклеточные, затем двухклеточные, яйцевидные, грушевидные или булавовидные. Представитель рода *F. dendriticum* является конидиальной стадией *Venturia inaequalis* — возбудителя парши яблони, вида из класса Аскомицеты. Гриб поражает листья, плоды и побеги (рис. 86).

Род церкоспора — *Cercospora.* Конидиеносцы — простые или разветвленные, окрашены в оливковые или коричневые цвета, собраны в пучки. Конидии светлоокрашенные, иногда почти бесцветные, веретеновидные, удлиненные, с многочисленными перегородками. Все представители рода — паразиты растений, вызывающие пятнистости на листьях, черешках, стеблях, плодах. Поражают многочисленные травянистые и древесные растения, вызывая в некоторых случаях опасные заболевания. *C. beticola* — возбудитель церкоспороза столовой и сахарной свеклы, одного из наиболее вредоносных заболеваний этой культуры.

Анаморфный род гельминтоспориум — *Helminthosporium* по результатам изучения ряда признаков — особенностям строения основания конидий, пролиферации конидиеносцев, характеру прорастания конидий и характеру образова-

ния септ в конидиях в 80-е годы был подвергнут значительной ревизии. В целом бывший формальный род гельминтоспориум отличается характерной формой конидий. Они прямые или слегка изогнутые, веретеновидные или обратно булавовидные с несколькими поперечными перегородками, темно-окрашенные. Конидиеносцы — неразветвленные, хорошо развиты, собраны пучками.

К важнейшим представителям рода относятся возбудители болезней злаков, называемых гельминтоспориозами. Поскольку формальный род гельминтоспориум в последние десятилетия подвергся существенному пересмотру, название гельминтоспориозы имеет скорее историческое значение. Однако на практике в российской фитопатологии оно широко распространено. Гельминтоспориоз может проявляться в виде корневой гнили, различного типа пятнистостей листьев, сажистого налета на колосьях, "черного зародыша" семян. Один и тот же вид паразита может вызывать сразу несколько типов заболеваний. Например, *Bipolaris sorokiniana* — (син. *Helminthosporium sativum*) (рис. 156, *1*) является возбудителем корневой гнили, пятнистости листьев, сажистого налета на колосьях и "черного зародыша" семян пшеницы, ячменя и других злаков. *B. oryzae* — (син. *H. oryzae*) паразитирует на рисе, но может выделяться из почвы. *B. maydis* — (син. *H. maydis*) — высоко агрессивный возбудитель "южной гнили" кукурузы. Повреждает листья, влагалища, стебли и початки растений. У гриба известны 3 расы — 0, Т и С. Две последних развиваются на кукурузе с цитоплазматической мужской стерильнотью (цмс). Раса Т вызвала в 70-е годы XX века эпифитотии кукурузы в США, Азии, Африке и на юге Европы. Кроме кукурузы гриб может заражать различные виды злаков, которые могут быть хранителями инфекционного начала возбудителя в природе. Заболевание передается семенами. Встречается повсеместно во всех районах выращивания кукурузы. В России отмечен на Северном Кавказе.

Род дрекслера — *Drechslera.* Для грибов этого рода характерны хорошо развитые конидиеносцы, продолговатые, цилиндрические или обратнобулавовидные конидии, бледно-оливковые или почти бесцветные. Наиболее важные представители: *D. graminea (*син. *H. gramineum.)* — возбудитель полосатой пятнистости ячменя; *D. teres* (*H. teres.)* — возбудитель сетчатой пятнистости ячменя (рис. 156, *2*).

Род альтернария — *Alternaria.* Для видов этого рода характерны обратнобулавовидные, оливково-бурые конидии в цепочках на неразветвленных конидиеносцах. Его виды широко представлены в природе сапротрофами, встречающимися обычно на растительных остатках, на листьях здоровых растений в качестве эпифитов, всегда присутствуют на семенах. При сильном их развитии семена теряют всхожесть, но обычно присутствие гриба на семени не сказывается на дальнейшем развитии растения. Некоторые виды представляют собой паразитов высших растений (рис. 156, *3*). Так, *A. brassicae* вызывает альтернариоз капусты. При этом заболевании на стручках и листьях образуются пурпурные, впоследствии темнеющие пятна, на которых появляется спороношение гриба. Источник инфекции — семена.

Семейство туберкуляриевые — *Tuberculariaceae*

Конидиальное спороношение представлено в виде — состоящих из неразветвленных или разнообразно разветвленных конидиеносцев, собранных в по-

душечки различной окраски. Конидии — разнообразны по окраске, форме и строению. Наиболее вредоносные патогены растений относятся к родам фузариум и туберкулярия.

Род фузариум — *Fusarium.* Конидиальное спороношение чрезвычайно разнообразно по морфологии конидий. Грибы этого рода имеют два типа конидий — макро- и микроконидии. Конидии серповидно изогнуты. Мицелий чаще белый, бело-розовый, розово-сиреневый или бурый. У отдельных видов образуются хламидоспоры, в некоторых случаях–склероции.

Большинство грибов — возбудители болезней растений. Наиболее распространен фитопатогенный вид — *F. oxysporum,* вызывающий фузариоз льна, картофеля, зерновых, овощных и других культур (рис. 156, *4*).

Род туберкулярия — *Tubercularia.* Характерны яркие, чаще красные конидиальные подушечки, выступающие через разрывы коры ветвей. Конидии одноклеточные, светлые, яйцевидно-цилиндрические. Конидиеносцы простые. Представляет интерес *T. vulgaris,* вызывающий усыхание и отмирание побегов смородины, вишни, березы.

Семейство стильбелловые — *Stilbaceae*

Конидиеносцы соединены в коремии. Важнейший род графиум — *Graphium.* У видов этого рода конидии погружены в слизь, в распространении их участвует вода и насекомые. *G. ulmi* (сумчатая стадия *Ophiostoma ulmi*) — возбудитель голландской болезни вязов (рис. 69).

Класс *Coelomycetes*

Целомицеты включает виды с собранными в группы конидиеносцами. Подразделяется на два порядка

Порядок Меланкониевые

Melanconiales содержит виды, конидиеносцы которых собраны плотным слоем на поверхности сплетения гиф — **ложа** (рис. 153, *2*; 157). Среди них в основном сапротрофы на растительных остатках и паразиты растений. Меланкониевые вызывают главным образом пятнистости и антракнозы растений. При антракнозе не только развивается пятнистость листьев, но и образуются глубокие язвы на плодах, ветвях и стеблях.

Порядок включает одно семейство меланкониевые — *Melanconiaceae.*

Семейство меланкониевые — *Melanconiaceae.*

Характеристика семейства соответствует характеристике порядка. В состав семейства входит большое число фитопатогенных видов, вызывающих болезни различных сельскохозяйственных культур. Наиболее важные с точки зрения фитопатологии виды представлены в следующих родах.

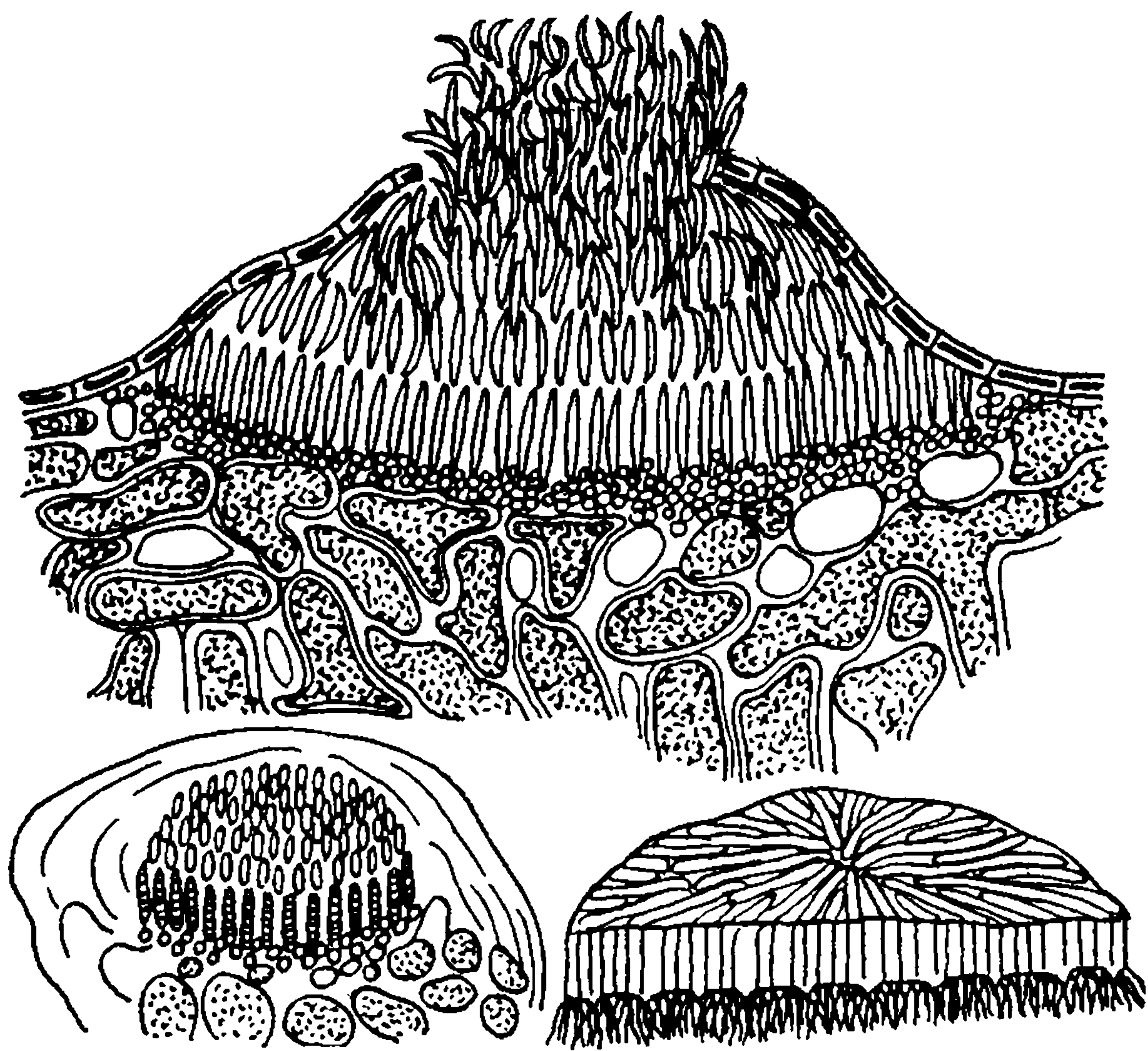


Рисунок 157. Строение ложа меланкониевых грибов.

Род коллетотрихум — *Colletotrichum*. Конидиеносцы короткие, расположены скученно, по краям конидиального ложа находятся темные щетинки. Конидии одноклеточные, овальные, яйцевидные или серповидные. Представители рода вызывают антракнозы тыквенных, льна, фасоли и других культур. *C. lindemuthianum* вызывает антракноз фасоли. *C. lagenarium* вызывает антракноз арбузов и дынь, в меньшей степени поражаются огурцы и тыквы (рис. 156, *5*; 158, *1*).

Род сфацеллома — *Sphaceloma*. По строению конидиального спороношения близок к роду *Colletotrichum*. Наиболее известен — *S. fawcetii* — возбудитель парши цитрусовых. Гриб широко распространен и встречается повсюду, где культивируют лимон и апельсин. *S. ampellinum*, вызывает пятнистый антракноз виноградной лозы.

Род глеоспориум — *Gloeosporium*. Характерны яйцевидные, светлые, одноклеточные конидии, ложе без щетинок. Фитопатогенные виды рода вызывают антракнозы смородины, малины, винограда и других культур. *G. ampelophagum* — возбудитель антракноза винограда (рис. 156, *6*).

Род марсонина — *Marssonina*. Для грибов этого рода характерны светлые, двухклеточные конидии, верхняя клетка которых изогнута или крупнее нижней, ложа темно-окрашенные. Наиболее известны *M. populi* — на листьях ив и тополей, *M. rosae* — широко распространенный возбудитель черной пятнистости роз и *M. fragariae* — возбудитель бурой пятнистости листьев земляники (рис. 158, *2*).

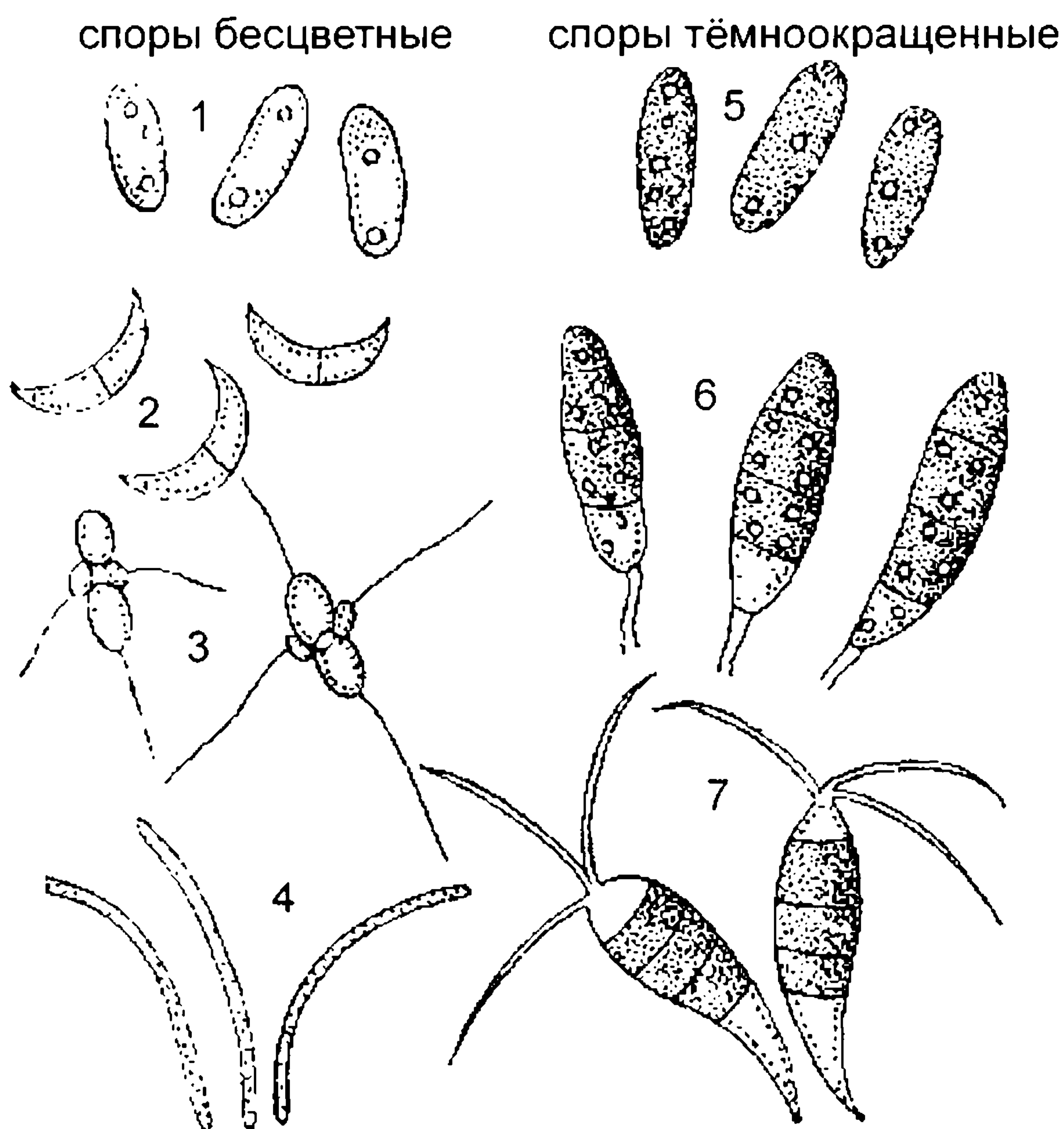


Рисунок 158. Конидии меланкониевых грибов: 1 — *Colletotrichum*, 2 — *Marsonina*, 3 — *Entomosporium*, 4 — *Cylindrosporium*, 5 — *Melanconium*, 6 — *Coryneum*, 7 — *Pestalotia*.

Род цилиндроспориум — *Cylindrosporium*. Конидии нитевидные, бесцветные. Среди

его видов много паразитов ценных деревьев и кустарников. Так, *C. hiemale* вызывает опасные заболевания косточковых пород — коккомикоз вишни и черешни. *C. hiemale* — конидиальная стадия сумчатого гриба *Coccomyces hiemalis*.

Порядок сферопсидные — *Sphaeropsidales* или пикнидиальные — *Pycnidiales*

Конидии образуются внутри шаровидных или грушевидных вместилищ — пикнид, с отверстием на вершине (рис. 153, *5*; 159). В пикниде формируется слой тонких конидиеносцев, образующих конидии или пикноспоры. Пикниды имеют шаровидную или грушевидную форму. Конидии в пикнидах обычно погружены в слизь и выходят наружу при ее набухании (рис. 160).

Большая часть сферопсидных грибов сапротрофы, но среди них много и паразитов растений. Симптомы поражения этими грибами пятнистости, некрозы, усыхания. Общий признак заболевания образование на пораженных частях растений многочисленных пикнид возбудителя в виде бугорков или черных точек. Многочисленные роды, относящиеся к этому порядку, различаются строением, формой и окраской конидий.

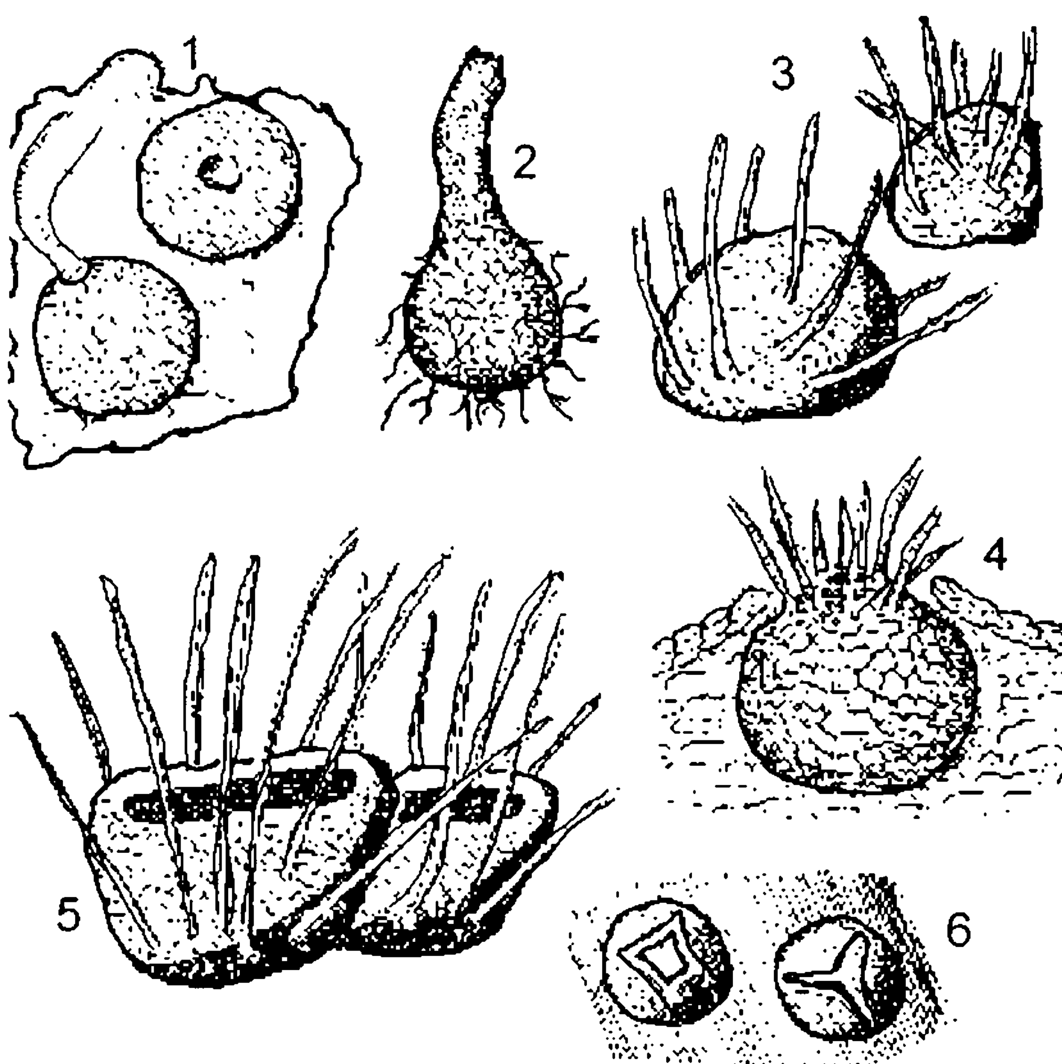


Рисунок 159. Пикниды родов: 1 — *Phoma*, 2 – *Plenodomus*, 3 — *Chaetomella*, 4 — *Wojnowicia*, 5 — *Dinemasporium*, 6 — *Discella*.

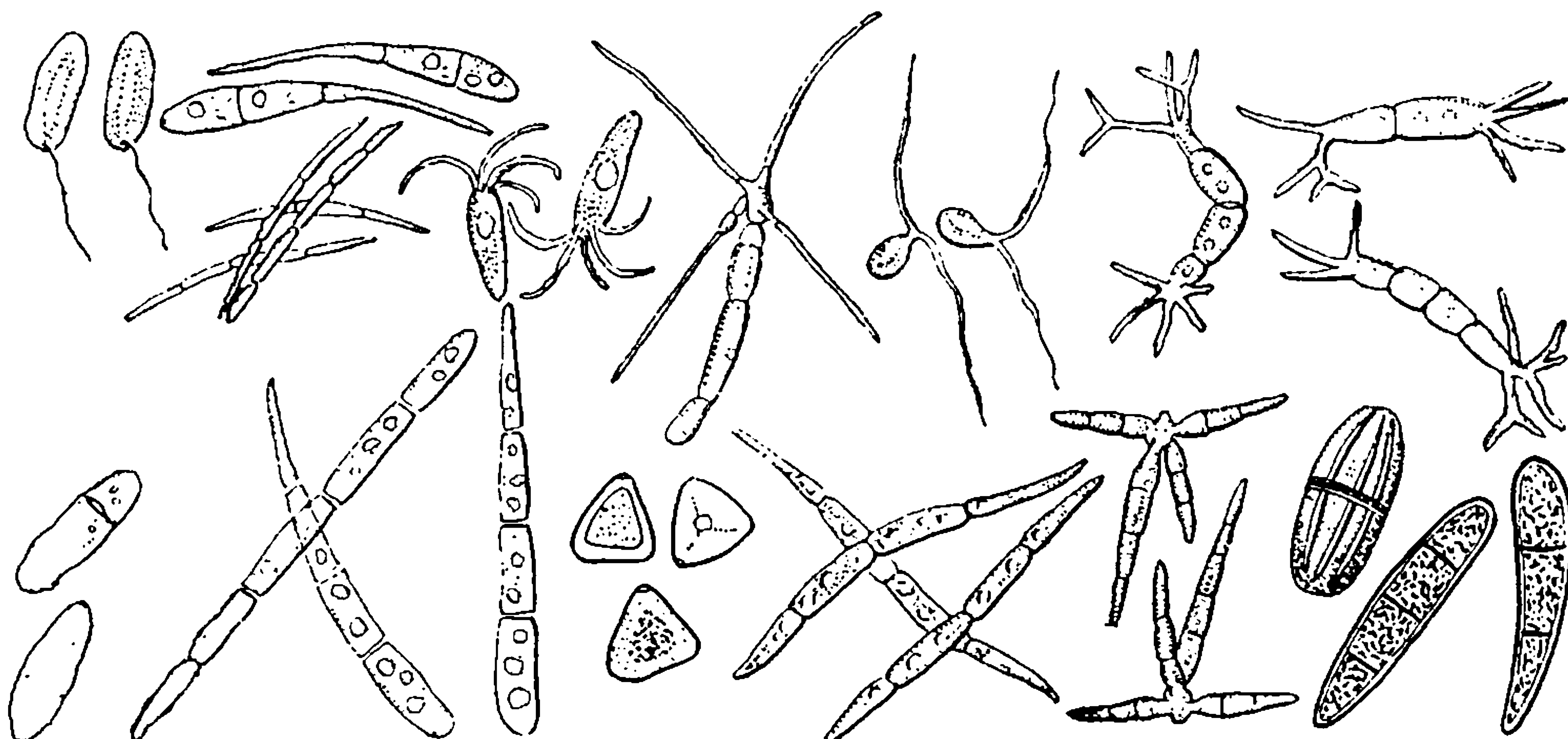


Рисунок 160. Многообразие конидий сферопсидных грибов.

Семейство сферопсидные — *Sphaeropsidaceae*

У грибов этого семейства пикниды темно-окрашенные, шаровидные, жесткие, кожистые, с устьицем или замкнутые, свободные или погруженные в субстрат.

Род фома — *Phoma* (рис. 159, *1*). Характеризуется шаровидными, эллипсоидальными, погруженными в субстрат, реже выступающими пикнидами и одноклеточными, бесцветными конидиями. Большинство грибов этого рода сапротрофы или факультативные паразиты, которые часть своего цикла развития проводят на растении. Чаще всего они поражают стебли растений. Болезни, вызываемые грибами рода фома, называют фомозами. Наиболее известен *P. exigua* — возбудитель болезней растений, принадлежащих к сорока шести семействам. Гриб вызывает фомоз картофеля, поражая его стебли и клубни. На стеблях проявляется пятнистость, на клубнях — вдавленные пятна отмершей ткани. Обязательный симптом — наличие пикнид с конидиями на поверхности пораженной ткани. Источником инфекции могут быть растительные остатки, больные клубни, почва. Высокой вредоносностью обладают также *P. rostrupii* — возбудитель фомозной гнили моркови, *P. betae* — возбудитель фомоза свеклы.

Род сферопсис — *Sphaeropsis.* Для грибов этого рода характерны шаровидные пикниды, яйцевидные, темно-окрашенные пикноспоры. Наиболее вредоносен возбудитель черного рака плодовых деревьев — *S. malorum.* На листьях яблони он вызывает образование коричневых пятен, на которых к осени образуются пикниды. На цветках и молодых побегах поражение напоминает ожог, на плодах — черную гниль. На скелетных сучьях и штамбе постепенно разрастаются красно-бурые вдавленные пятна. Постепенно кора становится как бы обугленной и отмирает, обнажая черную древесину, дерево погибает через три-четыре года.

Род аскохита — *Ascochyta.* Пикниды шаровидные или приплюснутые с округлым отверстием. Конидии у грибов этого рода двухклеточные, бесцветные. Его виды возбудители пятнистостей различных частей растений. Болезни, вызываемые ими, называют аскохитозами. Чаще всего грибы этого рода паразитируют на растениях бобовых, сложноцветных, розоцветных, пасленовых и др. Так, *A. pisi* — возбудитель аскохитоза гороха. Болезнь поражает все надземные органы растений — листья, стебли, бобы, семена. Развитие заболевания иногда приводит к надламыванию стеблей (рис. 161). Другой известный паразит *A. cucumeris* — возбудитель аскохитоза многих тыквенных культур.

Род диплодия — *Diplodia.* Характерны двухклеточные, окрашенные конидии. Из патогенных видов этого рода наиболее известен *D. zeae* –возбудитель диплодиоза кукурузы. Гриб поражает початки и зерна в них, стебли, листья, корни, проростки.

Род септория — *Septoria.* Пикниды как у рода аскохита. Конидии у грибов этого рода многоклеточные, нитевидные или цилиндрические, окрашенные. Большая часть видов паразитирует на мятликовых, сложноцветных, розоцветных, зонтичных и других. Среди видов рода есть как узкоспециализированные, так и неспециализированные паразиты. Болезни, вызываемые ими, называют септориозы. Септориозы злаков проявляются в виде светло-коричневых или бурых пятен на листьях, листовых влагалищах, иногда на колосковых чешуйках. При сильном поражении листья засыхают, а зерна становятся щуплыми или совсем не

развиваются, Наиболее вредоносны: *S. nodorum* — возбудитель септориоза пшеницы; *S. lycopersici* — возбудитель септориоза томата.

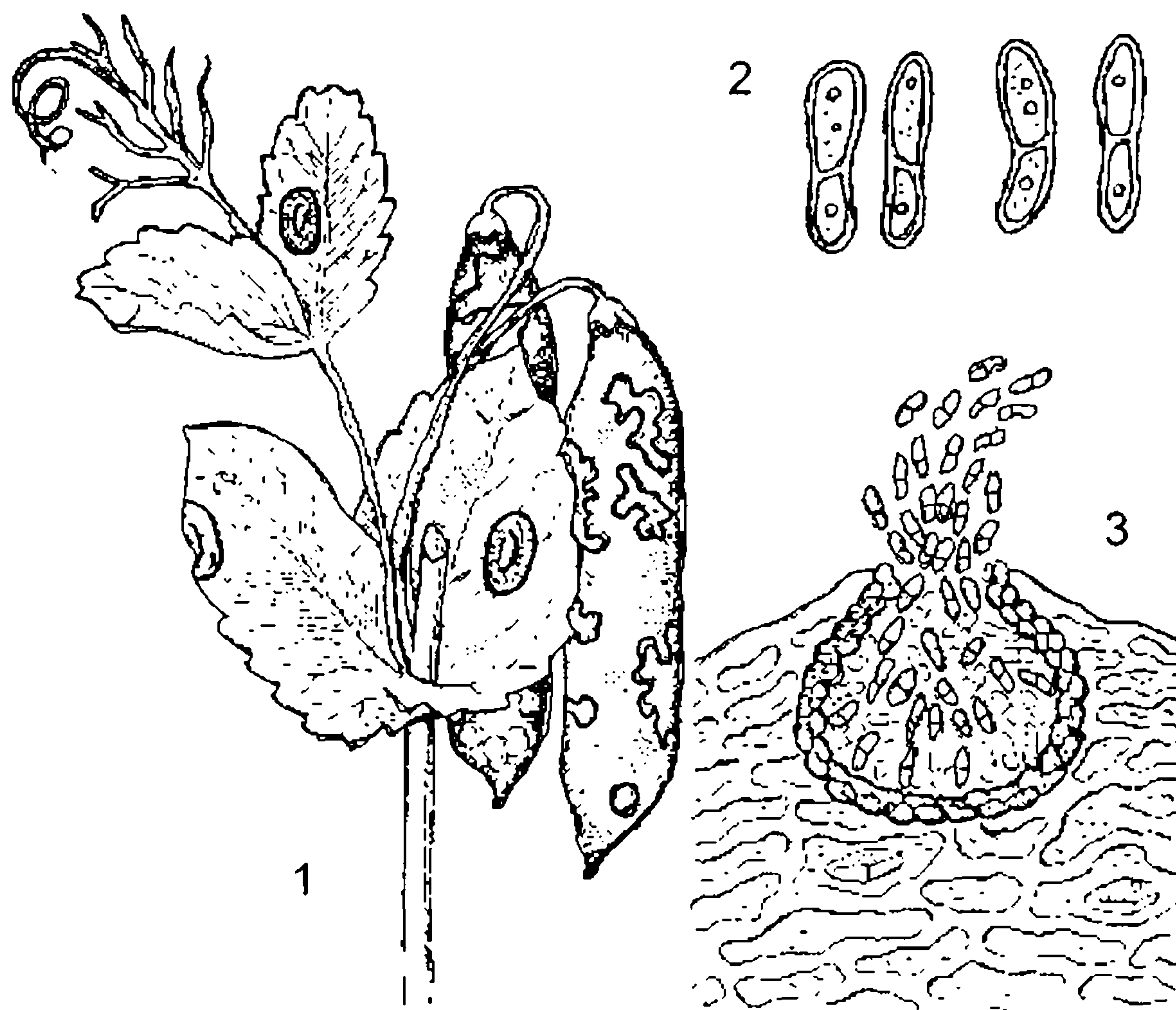


Рисунок 161. *Ascochyta pisi*: 1 — растение гороха, пораженное аскохитозом, 2 — конидии, 3 — пикнида.

Род цитоспора — *Cytospora*. Конидии у грибов этого рода одноклеточные, мелкие, изогнутые, бесцветные. Пикниды образуются в стромах, погруженных в ткань субстрата. Виды рода цитоспора представляют собой конидиальные стадии аскомицетов семейства вальсовые. Эти грибы вызывают широко распространенное заболевание косточковых — цитоспороз, или усыхание. Один из возбудителей этого заболевания — *C. rubescens* (син. *C. leucostoma*). Наряду с другими патогенами, цитоспороз семечковых вызывает *C. schultzeri* (син. *C. capltata*).

Среди сферопсидных известны также паразиты грибов. Например, *Darluca filum* поражает многие ржавчинные грибы, *Cicinnobolus* (син. *Ampelomyces*) *cesatii* паразитирует на мучнисторосяных грибах.

Представляет интерес род полистигмина *Polystigmina*. Пикниды грибов этого рода погружены в ярко-красные стромы в виде утолщенных красных пятен на листьях сливы, вишни, черемухи и миндаля. Пикноспоры тонкие, изогнутые. *P. rubra* вызывает полистигмоз сливы. Сумчатая стадия гриба *Polystigma rubrum*.

Класс Агономицеты — *Agonomycetes*

Включает грибы, не образующие спороношений (*Mycelia sterilia*). В цикле их развития имеются только мицелий и склероции.

Виды рода *Sclerotium* вызывают сухие гнили тканей растений — стеблей кукурузы, подсолнечника, корней сахарной свеклы и др. При поражении *S. betulae* части растений становятся серовато-черными от образования черных мелких (50–150 мкм) склероциев, поэтому болезнь часто называют угольной пылью. Склероции прорастают мицелием, внедряющимся в растения. Возбудитель южной склероциальной гнили *S. rolfsii* поражает корневую шейку, корни арахиса, фасоли, табака, арбузов и многих других растений. На пораженных тканях вначале появляются бурые пятна, кора стебля разрушается и растение погибает. Склероции гриба вначале белые, затем буреющие 0,8–1,5 мм в диаметре. Склероции служат для перезимовки гриба. Весной они прорастают мицелием, заражающим новые растения. В роде *Rhizoctonia* наиболее известен *R. solani*, поражающий многие культурные и дикорастущие растения. Гриб вызывает черную

паршу картофеля, заболевание всходов сахарной свеклы, хлопчатника, томатов и других растений. У гриба известна телеоморфа — базидиомицет *Thanatephorus cucumeris*.

Приведенная система анаморфных видов грибов в определенной степени носит формальный характер, т.к. не отражает родственных связей между отдельными родами и видами входящих в нее грибов.

Лишайники, или лихенизированные грибы

Лишайники состоят из двух генетически обособленных, но в тоже время тесно связанных между собой физиологически организмов: гетеротрофного гриба и автотрофной (фототрофной) водоросли. Их взаимоотношения достаточно сложны и определяются как симбиотрофные. При этом симбиотрофизм повлёк за собой существенные изменения в метаболизме участников симбиоза, что привело к образованию новых форм талломов, отличающихся от свободноживущих видов грибов и водорослей. В талломах лишайников синтезируются специфические для данной группы организмов соединения — "лишайниковые вещества", которые свободноживущие грибы и водоросли не образуют. В связи с этим лишайники можно рассматривать или как симбиотрофную ассоциацию двух генетически обособленных организмов, или как **лихенизированные** грибы, т. е. грибы, перешедшие к особому способу питания, которое вызвало указанные выше морфологические и физиологические изменения.

Определить таксономический статус лишайников и их место, как в системе живого мира, так и непосредственно в царстве грибов достаточно сложно. В настоящее время преобладает взгляд на лишайники как на лихенизированные грибы. Их иногда рассматривают как самостоятельный отдел *Mycophycophyta* в царстве *Fungi.* В этом случае они имеют собственную систему. В другом случае их распределяют в ранге порядков среди других групп грибов (в основном среди сумчатых), основываясь на систематической принадлежности гриба. В таком случае лишайники перестают существовать как обособленная самостоятельная таксономическая группа.

Значительно меньше сторонников рассмотрения лишайников как самостоятельной группы организмов — симбиотрофной ассоциации. В этом случае они приобретают неопределённый статус — группа *Lichenes.*

Двойственная природа лишайников была открыта в 1860-е гг. немецким ботаником С. Швенденером. Он установил, что их вегетативное тело — таллом состоит из двух компонентов: гриба-микобионта и водоросли — фико- или фотобионта.

Грибы и водоросли лишайников

Микобионты лишайников — преимущественно сумчатые грибы из групп пиреномицетов и дискомицетов. В первом случае на талломе формируются плодовые тела — перитеции, во втором — типичные блюдцевидные апотеции. Например, они хорошо заметны на желто-оранжевых талломах стенной золотянки *Xanthoria parietina,* где достигают 1–2 мм в диаметре (рис. 164, *1*). У нескольких десятков видов, преимущественно тропических лишайников, микобионт относится к отделу базидиомикота, группам порядков афиллофороидных и агарикоидных гименомицетов.

Более точная идентификация грибов (до семейства, рода, вида) невозможна, т.к. будучи изолированы из лишайника, они образуют только небольшой проталлом, состоящий из гиф гриба без каких-либо спороношений. Таким обра-

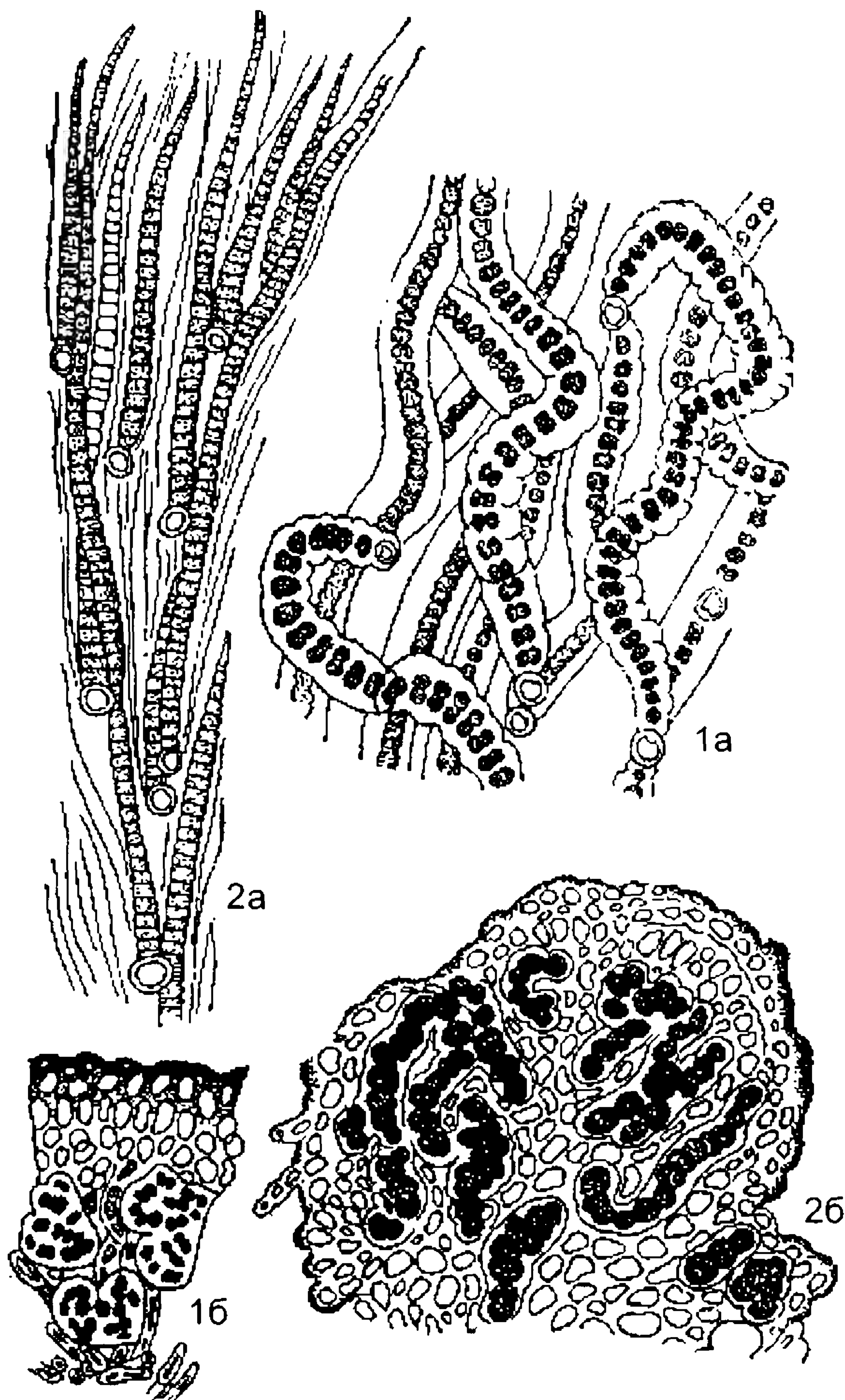


Рисунок 162. Фикобионты лишайников: 1 — *Nostoc*: а — часть колонии свободно живущей водоросли, б — водоросль в талломе лишайника *Pannaria*; 2 — *Rivularia*: а — часть колонии свободно живущей водоросли, б — водоросль в талломе лишайника *Lichina*

зом, лишайниковый гриб утратил способность к самостоятельному существованию без контакта с водорослью.

Фикобионты большинства лишайников относятся к отделу зелёных водорослей *Chlorophyta*, у меньшей части — к отделу синезелёных — *Cyanophyta*. Около 70% лишайников содержат зелёную водоросль *Trebouxia*, очень редко встречающуюся в свободноживущем состоянии. Часто фикобионтом бывает зелёная водоросль трентеполия — *Trentepohlia*, а из синезелёных носток — *Nostoc* и анабена — *Anabaena* (рис. 162).

Находясь в талломе лишайника, водоросль обычно существует в виде отдельных клеток или коротких нитей, утрачивая способность размножаться зооспорами или половым путем. Они размножаются только присущим им вегетативным делением или автоспорами. Однако, будучи изолированы из таллома лишайника, в соответствующих условиях они восстанавливают морфологические признаки рода и способность к бесполому размножению зооспорами, а иногда образуют и гаметы. Поэтому идентификация фикобионта возможна до рода.

Морфология и анатомия лишайников

Жизненные формы лишайников крайне разнообразны. В целом можно выделить три основных типа талломов: накипный или корковый, листоватый и кустистый.

Наиболее простым считается накипный тип таллома, к которому относится около 80% всех лишайников. Такой таллом представляет собой зернистую, бугорчатую, порошковатую или даже гладкую корочку, очень тесно срастающуюся с субстратом и неотделяемую от него без значительных повреждений (рис. 163). Иногда такой таллом можно обнаружить только по изменению окраски

субстрата или по присутствию плодовых тел гриба — апотециев или перитециев. Характерен для зоны умеренного пояса накипный лишайник графис письменный (*Graphis scripta*), образующий на гладкоствольной коре осин и тополей беловатые пятна с характерными чёрными удлинёнными апотециями, создающими на поверхности коры замысловатый узор, напоминающий восточные письмена (рис. 163).



Рисунок 163. Накипный таллом лишайника графис письменный *Graphis scripta*.

Более высокоорганизованный таллом листоватый, имеет вид довольно крупных пластинок, обычно разрезанных на округлые или узкие лопасти, у некоторых видов приподнимающиеся по краям от субстрата. Он прикрепляется к субстрату с помощью пучков грибных гиф — **ризин.**

Наиболее распространённые в умеренном поясе листоватые лишайники: стенная золотнянка (*Xanthoria parietina*) — на коре деревьев (рис. 164, *1*), пармелия бороздчатая (*Parmelia sulcata*) с дихотомически разветвлёнными на концах лопастями таллома, и гипогимния вздутая (*Hypogymnia physodes*), у которого лопасти таллома на кончиках вздуты и имеют небольшую полость (рис. 164, *2*). На почве в лесах и на открытых местах — влажных лугах и торфяниках часто встречаются крупные, до 30 см в диаметре, сероватоголубоватые талломы пельтигеры собачьей (*Peltigera canina*) с крупными лопастями и хорошо заметными на нижней стороне жилками и ризинами (рис. 164, *3*).

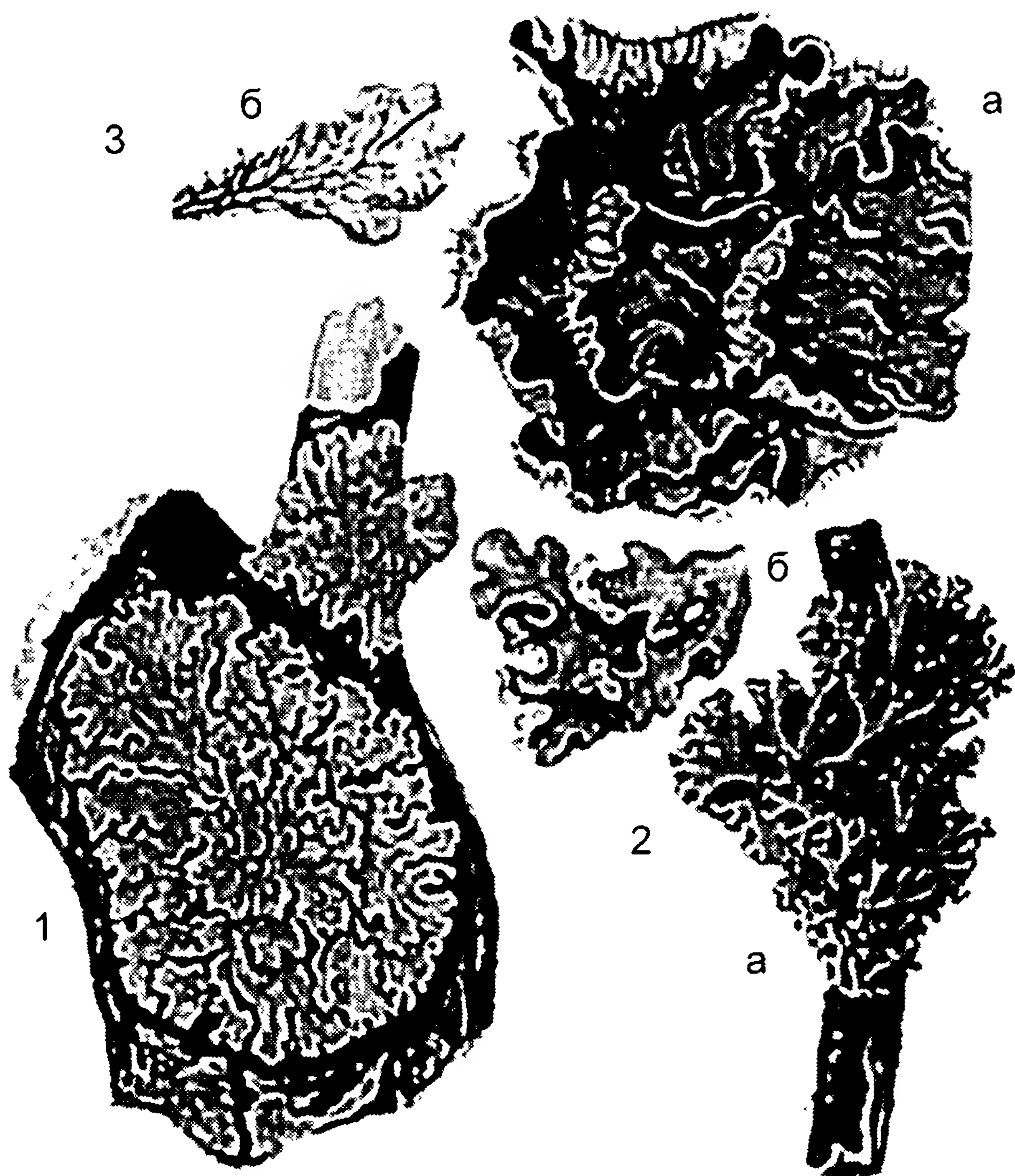


Рисунок 164. Листоватые талломы лишайников: 1 — золотнянка стенная *Xanthoria parietina* — таллом с апотециями; 2 — гипогимния вздутая *Hypogymnia physodes*: а — таллом с соредиями, б — фрагмент таллома с белым соредиозным краем; 3 — пельтигера собачья *Peltigera canina:* верхняя сторона таллома, б — лопасть таллома с нижней стороны с жилками.

Между накипными и листоватыми талломами есть промежуточные формы, у которых таллом в центре

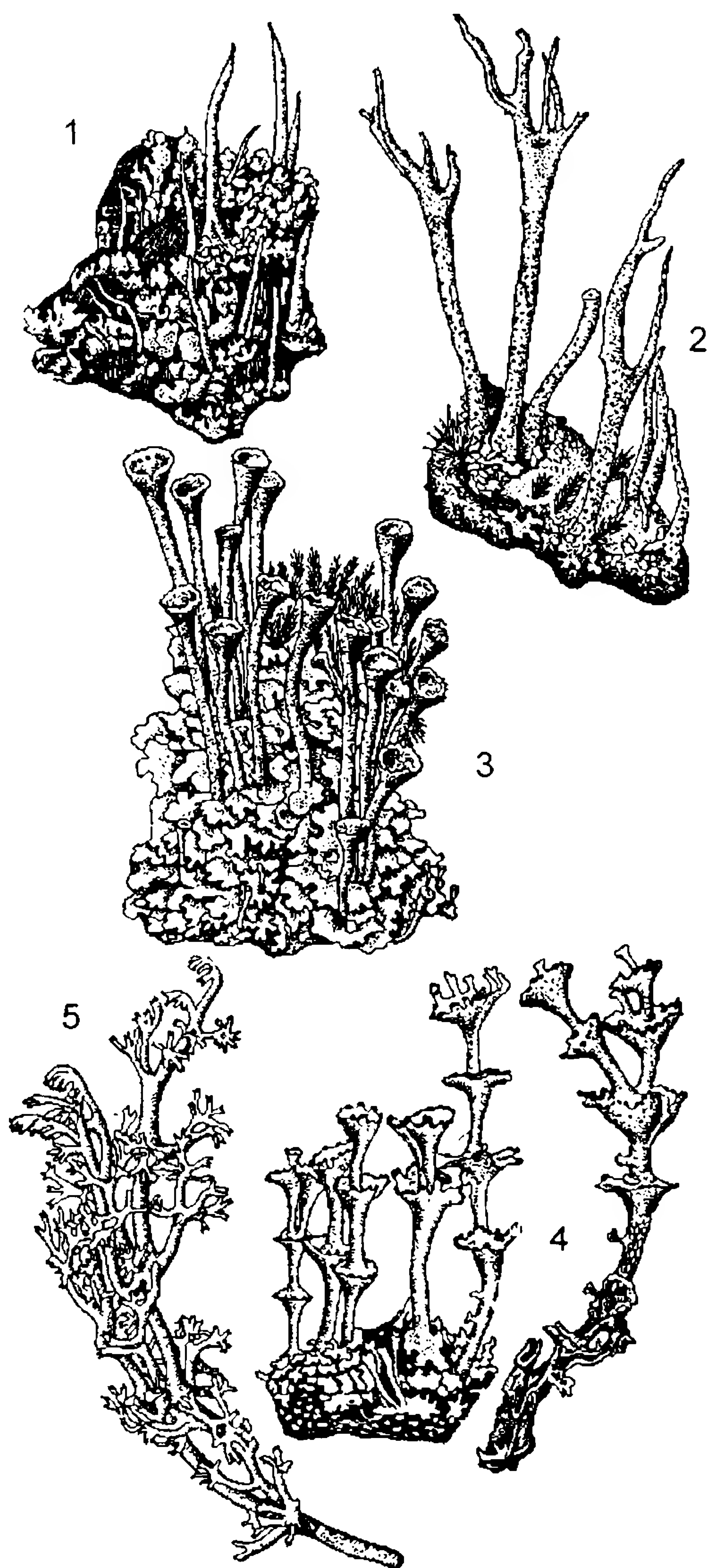


Рисунок 165. Типы подециев у лишайников из родов *Cladonia* и *Cladina*: 1 — шиловидные — *Cladonia coniocreae*, 2 — роговидные — *C. subulata*, 3 — кубковидные (сцифы) — *C. fimbriata*, 4 — пролиферирующие сцифы — *C. verticillata*, 5 — разветвленные подеции — *Cladina arbuscula*.

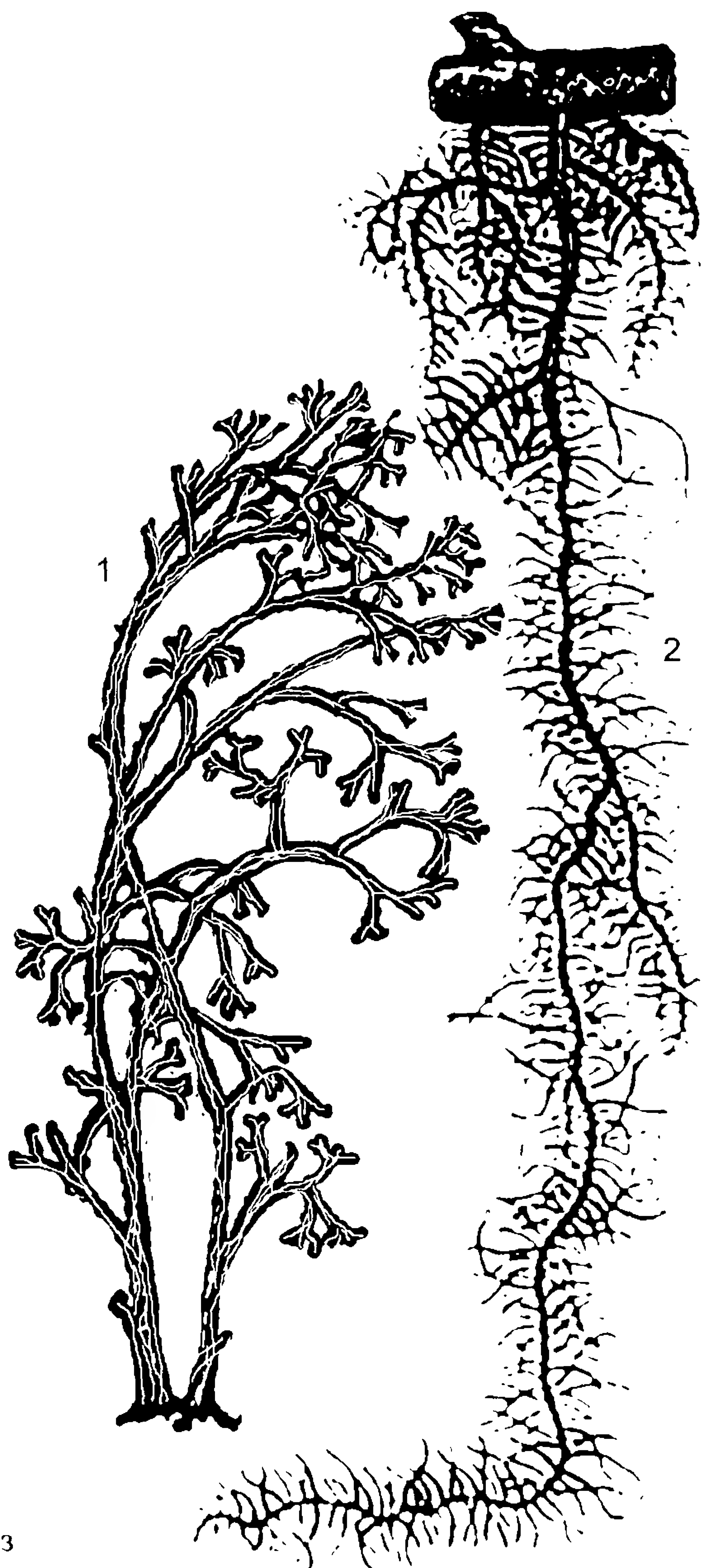


Рисунок 166. Кустистые талломы лишайников: 1 — кладина оленерогая *Cladina rangiferina*, 2 — уснея длиннейшая *Usnea longissima*.

накипный, а по периферии — листоватый.

Третий тип таллома — кустистый. Он состоит из тонких, большей частью ветвящихся нитей или из более толстых тоже ветвящихся стволиков (рис. 165, 166). Кустистые лишайники срастаются с субстратом только своим основанием, где формируется плотный пучок гиф — **гомф.** Гомфы встречаются и у некоторых листоватых лишайников. Кустистые лишайники чаще всего растут вертикально, вверх от субстрата. Это в основном напочвенные, или эпигейные лишайники, например, виды родов кладония и кладина — *Cladonia rangiformis, Cladina rangiferina, Cladina arbuscula, Cladina stellaris* (рис. 165, *5*).

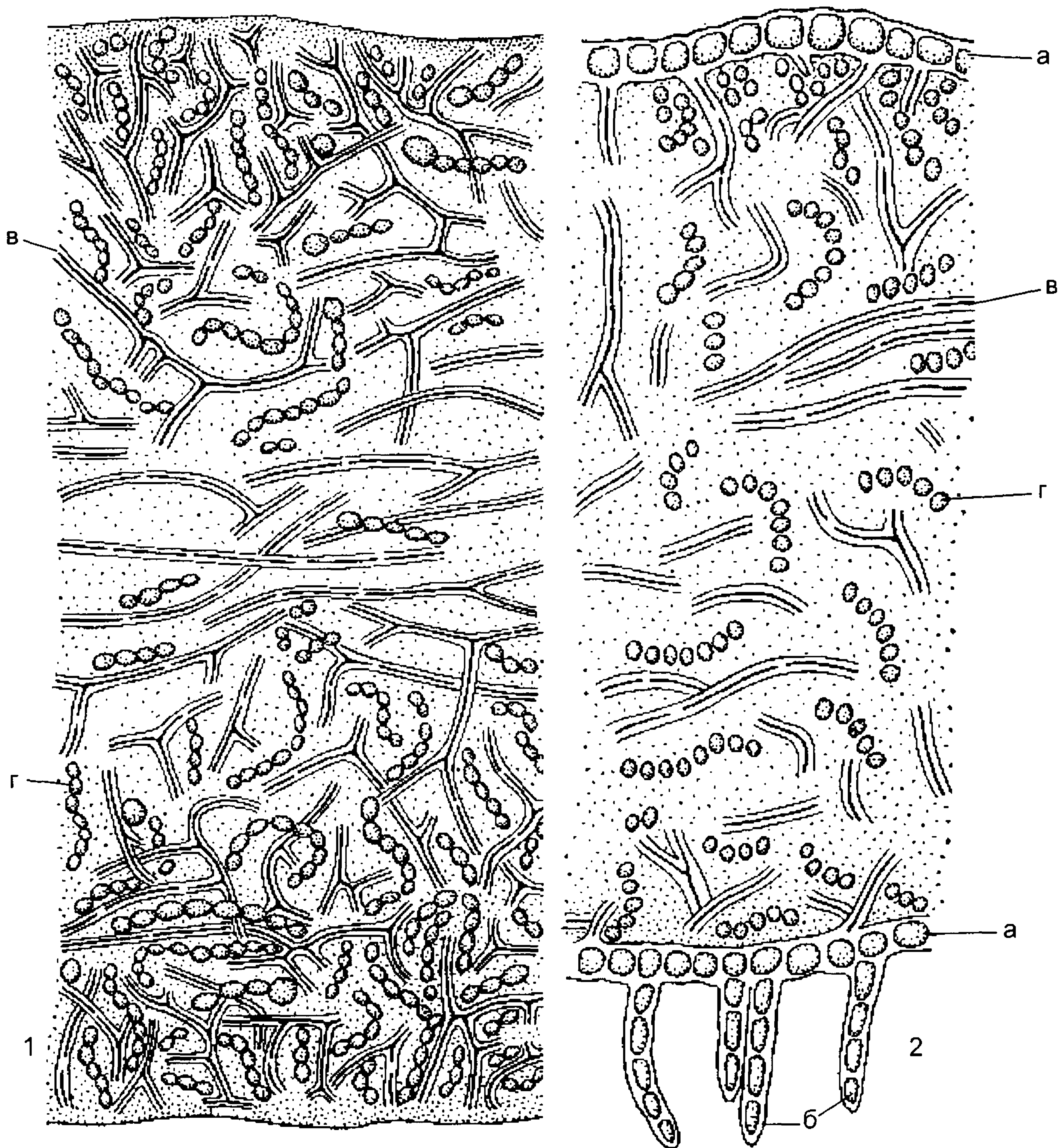


Рисунок 167. Анатомическое строение талломов лишайников. 1 — гомеомерный таллом слизистого лишайника *Collema*; 2 — гомеомерный таллом слизистого лишайника *Leptogium* (а — коровой слой с верхней и нижней стороны таллома, б — ризоиды, в — гифы гриба, г — нити водоросли).

Другие свисают вниз в виде черноватых или сероватых прядей со стволов и ветвей деревьев — **эпифитные лишайники**. Это обычные в лесах так называемые "бородатые" лишайники из родов уснея (*Usnea*), например уснея длиннейшая (*U. longissima*) и алектория (*Alectoria*), например алектория гривастая — *A. jubata* (рис. 166).

Для некоторых родов лишайников (кладония *Cladonia*, кладина *Cladina*, стереокаулон *Stereocaulon*) типично сочетание двух типов талломов: первичного — накипного, мелкочешуйчатого или листоватого, и вторичного — кустистого. Веточки вторичного таллома здесь носят название — **подеции**. Развитие таких видов начинается с первичного таллома и лишь, затем на нем появляются подеции. У части видов этих родов первичный таллом обычно быстро исчезает (роды *Cladina, Stereocaulon*). Для многих видов родов *Cladina, Cladonia* и

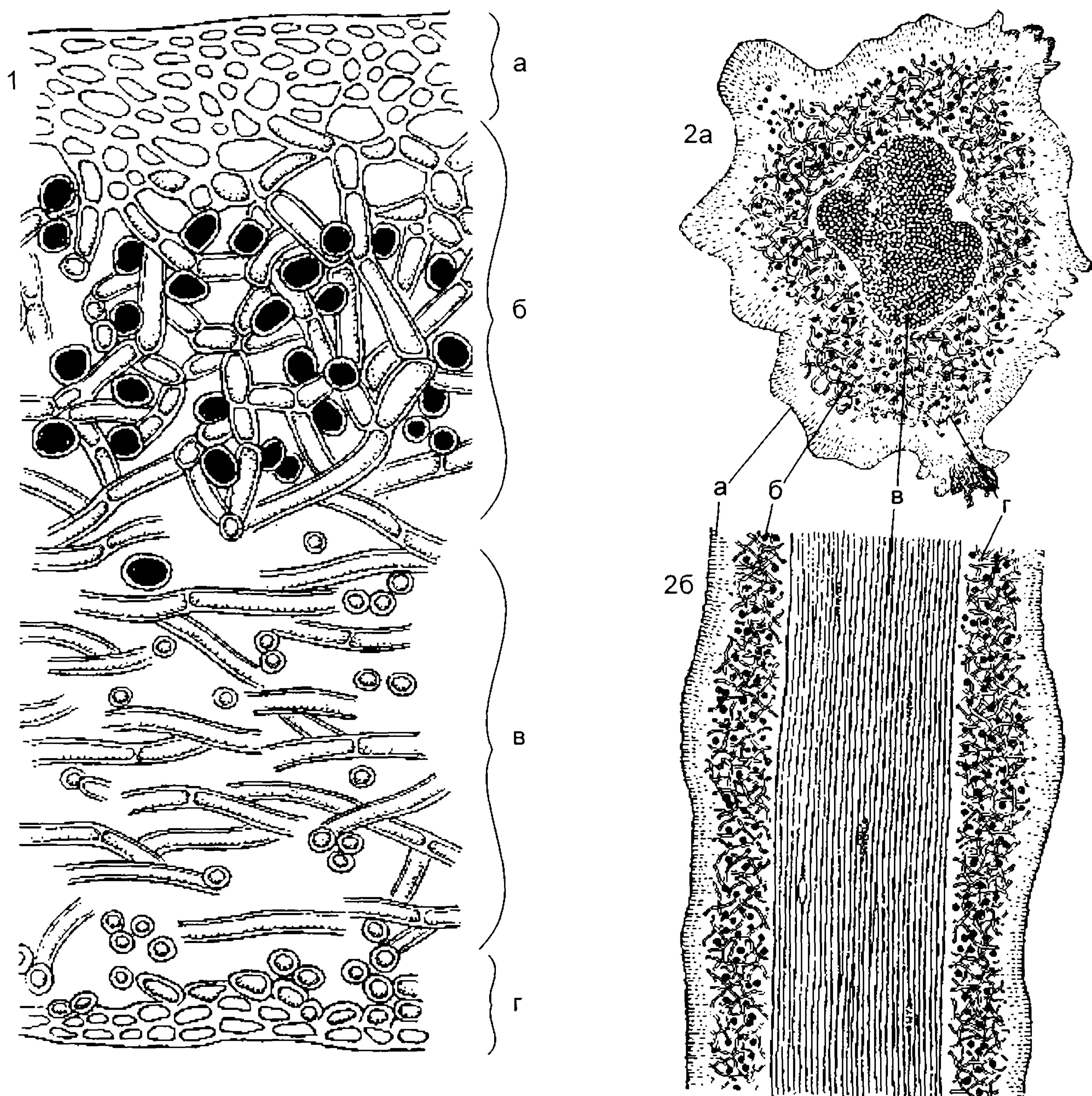


Рисунок 168. Разрез гетеромерного таллома: 1 — дорзовентрального у *Xanthoria*: а — верхняя кора, б — альгальный слой, в — сердцевина, г — нижняя кора; 2 — радиального у *Usnea*: а — кора, б — альгальный слой, в — центральный или осевой тяж.

Stereocaulon характерно образование на подециях листовидных чешуек — **филлокладиев**, значительно увеличивающих общую фотосинтезирующую поверхность таллома и, вероятно, тем самым способствующих росту лишайника и накоплению его биомассы.

По анатомическому строению выделяют два основных типа талломов.

Гомеомерный таллом по всей толщине имеет равномерно распределённые гифы гриба и клетки или нити водорослей, например, у видов рода коллема *Collema* (рис. 167).

Гетеромерный таллом более сложен по структуре. На поперечном разрезе в нём заметны 3–4 хорошо различимых зоны, каждая из которых выполняет определённую функцию. **Верхняя кора** таллома состоит из плотного переплетения гиф и выполняет защитную функцию. Клетки её часто пигментированы, что определяет окраску таллома лишайника. Непосредственно под верхней ко-

рой расположен слой водорослей (**альгальный**), где среди рыхло расположенных гиф гриба сконцентрированы клетки или короткие нити водоросли. За ним располагается **сердцевина,** состоящая только из гиф гриба. В ней присутствуют два типа гиф. Одни состоят из толстостенных клеток, оболочки которых легко разбухают и достаточно долго удерживают воду, создавая внутри таллома определённую влажность. Другие гифы состоят из тонкостенных клеток, не смачиваемых водой. Вокруг них создаётся определённая воздушная среда. Таким образом, для фикобионта — водоросли создаются условия влажности и аэрации, благоприятные для фотосинтеза. И, наконец, **нижняя кора**, похожая по строению на верхнюю, через которую из сердцевины отходят пучки **ризин.**

Такой таллом характерен для большинства листоватых лишайников, например, для золотнянки *Xanthoria parietina* (рис. 164, *1*). У кустистых лишайников гетеромерный таллом имеет радиальное строение. Он одет корой со всех сторон, затем расположен слой водорослей и рыхло распределённые гифы сердцевины, а в центре находится плотный тяж или цилиндр из гиф гриба, выполняющий опорную и проводящую функции. Такой осевой тяж имеется не у всех кустистых лишайников. Он характерен, например, для рода *Usnea* (рис. 168, *2*). У накипных лишайников и у части листоватых нижняя кора отсутствует.

Размножение лишайников

Размножение лишайника как целостной ассоциации или единого комплекса двух организмов обеспечивается вегетативным способом. Оно осуществляется или фрагментами таллома или специализированными морфологическими структурами — соредиями или изидиями, включающими как гриб, так и водоросль.

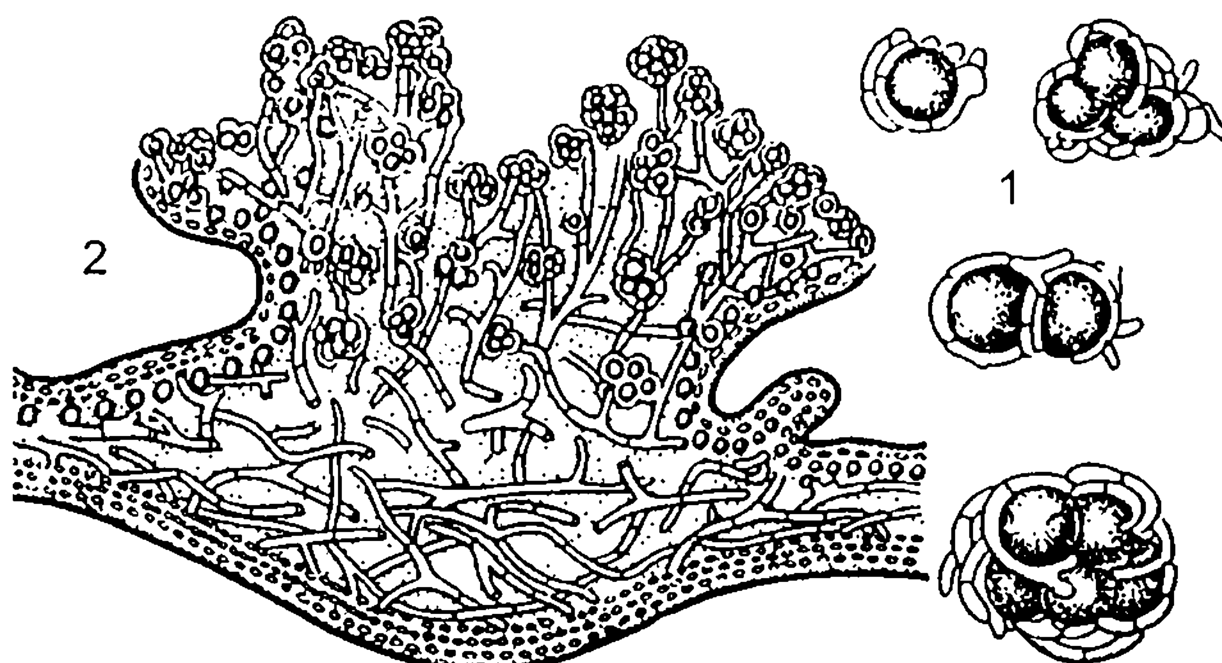


Рисунок 169. Соредии (1) и сорали (2).

В сухую погоду талломы листоватых лишайников, первичные талломы кладоний и кладин легко разламываются на мелкие фрагменты, которые переносятся струями воздуха или токами воды. Фрагментируются также талломы накипных лишайников, но обычно вместе с субстратом, в который они врастают: при разламывании коры или при растрескивании камней. Эти способы размножения широко распространены у лишайников и вполне успешно обеспечивают увеличение числа талломов и распространение лишайников.

Соредии — это микроскопические комплексы, состоящие из одной или нескольких клеток водоросли, оплетённых гифами гриба. Формирование соредиев начинается в слое фикобионта. В значительном количестве они, прорывая кору, выступают на поверхности таллома или по его краю в виде порошистых скоплений или каёмок (рис. 169). Беловатая кайма соредий по краю серовато-

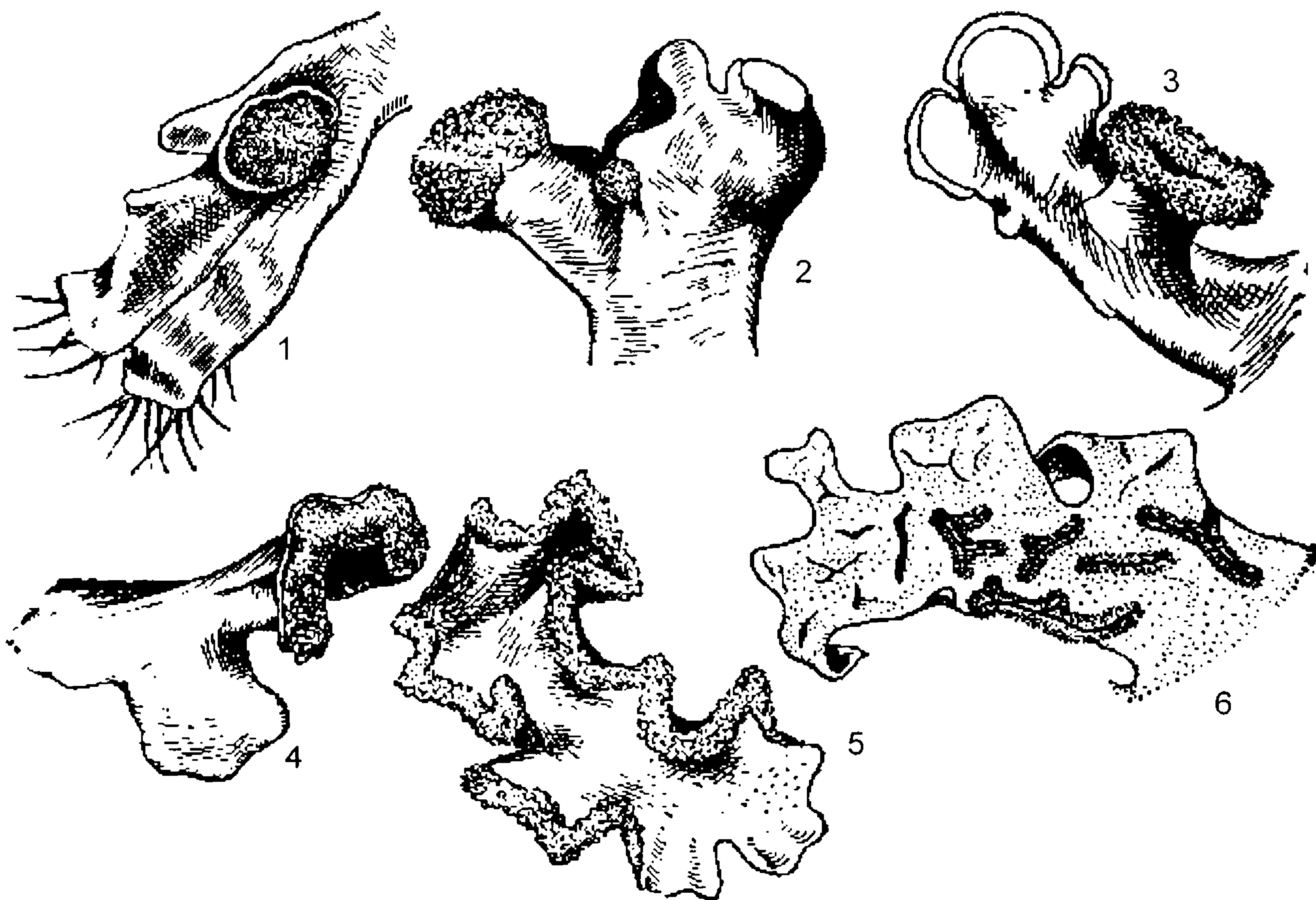


Рисунок 170. Различная форма соралей лишайников: 1 — пятковидная — *Physcia orbicularis*, 2 — головчатая — *Hypogymnia*, 3 — манжетовидная — *Menegazzia*, 4 — губовидная — *Physcia tenella*, 5 — в виде каймы — *Cetraria pinastri*, 6 — щелевидная — *Parmelia sulcata*.

зеленоватых лопастей характерна для гипогимнии вздутой (*Hypogymnia physodes*). Скопление соредий называют **соралями** (рис. 170). Часто по бокам сорали одеты корой. При длительной сухой погоде весь таллом может распасться на соредии. Это особенно характерно для накипных и листоватых лишайников. Такие формы лишайников называют **лепрозными**. По ним нельзя установить род и вид лишайника.

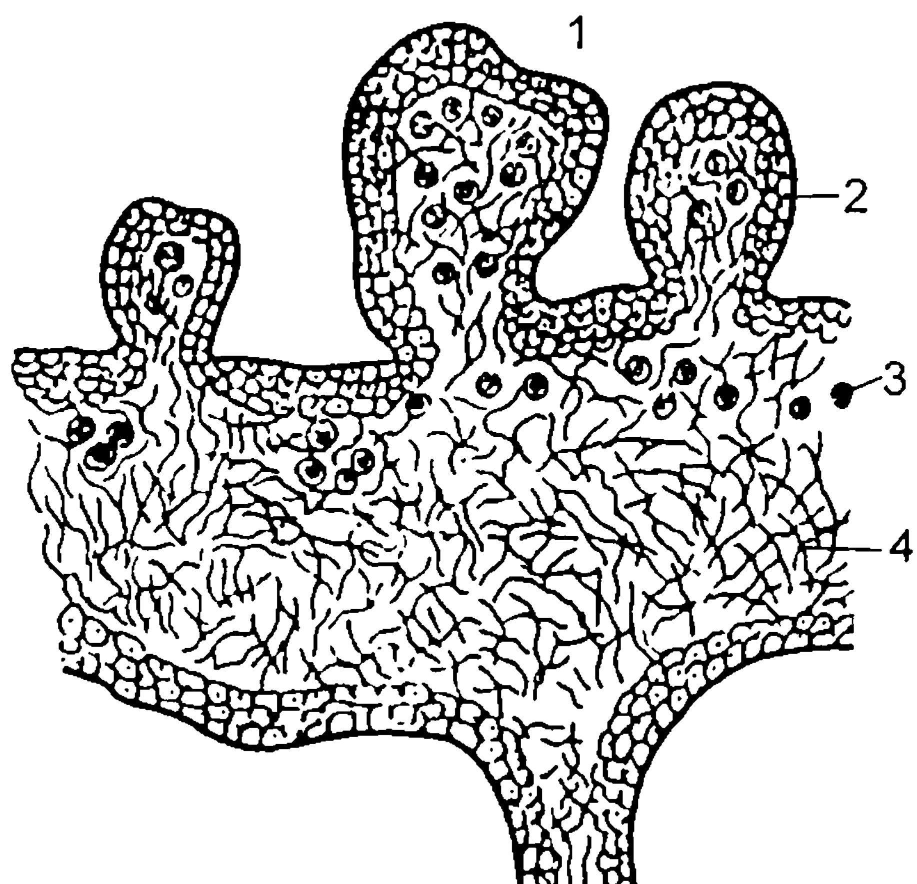


Рисунок 171. Срез через таллом лишайника с изидиями: 1 — изидии, 2 — коровой слой, 3 — водоросли, 4 — гифы гриба.

Изидии представляют собой простые или коралловидно разветвлённые выросты на поверхности таллома. Снаружи они целиком покрыты корой (в отличие от соралей), а внутри содержат водоросли и гифы гриба. Изидии легко отламываются у основания. Встречаются они у меньшего числа лишайников (рис. 171).

Включая в себя клетки микобионта и фикобионта, соредии и изидии в благоприятных условиях сразу же дают начало новому таллому лишайника.

Образующиеся на талломах спороношения гриба — перитеции и апотеции и созревшие в них аскоспоры обеспечивают половое размножение собственно микобионта. **Прототаллом**, развивающийся

из аскоспор, образует лишайник только при встрече и контакте его гиф с клетками соответствующего вида водоросли. Для такого контакта необходимо, кроме того, сочетание определённых экологических условий, что в природе происходит, вероятно, крайне редко. В противном случае микобионт погибает. Этот путь размножения не служит для увеличения числа особей видов лишайников, но, по-видимому, имеет значение для образования новых форм при генетической рекомбинации наследственного материала микобионта. Таким образом, при размножении лишайников с участием полового процесса особенно отчётливо видна генетическая обособленность ассоциантов.

Обмен веществ в лишайнике. Характер взаимоотношений мико- и фикобионтов. Лишайниковые вещества

Одним из самых сложных и дискуссионных остается вопрос о характере взаимоотношений гриба и водоросли в талломе лишайников. Во взаимодействии гриба и водоросли наблюдается явление симбиотрофии. При этом гифы гриба плотно прилегают к клеткам водорослей и получают от них углеводы, главным образом многоатомный спирт рибит и реже глюкозу. Гриб воздействует на клеточную стенку водоросли таким образом, что она становится проницаемой для этих углеводов. Клеточные стенки свободноживущих водорослей таким свойством не обладают. Водоросль получает от гриба воду с растворёнными в ней минеральными веществами и занимает, таким образом, определённую экологическую нишу (рис. 172).

Кроме такого типа обмена веществ между ассоциантами, гриб может питаться сапротрофно отмирающими клетками водорослей.

В случае недостатка питания, в условиях, неблагоприятных для фотосинтеза водоросли, гриб переходит к прямому паразитизму, образуя типичные для паразитных грибов структуры — аппрессории и гаустории. Последнее обстоятельство привело к возникновению точки зрения, что в основе взаимоотношения компонентов лишайника лежит умеренный паразитизм гриба на водоросли. Это соответствует изложенному выше взгляду на лишайники как на лихенизированные грибы и соответствует их помещению в царство *Fungi* в ранге самостоятельных таксонов в отделах, учитывая специфику их симбиотрофного питания. Если же делать акцент на умеренность паразитизма гриба на водоросли в условиях благоприятных для их совместного развития, то более правомерно распределять лишайники среди разных групп грибов, особенно учитывая то, что паразитизм на разных хозяевах очень широко распространён в этой группе организмов.

Таким образом, взаимоотношения компонентов в лишайнике неоднозначны, вероятно, зависят от многих факторов и могут сдвигаться от симбиотрофизма к паразитизму гриба на водоросли. Однако при этом сохраняются особенности морфологии и обмена веществ этой целостной системы, в которой взаимодействие компонентов имеет стабилизирующее воздействие, сохраняя лишайник как целостную ассоциацию.

Одна из особенностей, характеризующая лишайники как высоко специализированную симбиотрофную ассоциацию гетеротрофного и автотрофного (фототрофного) организмов — способность к биосинтезу специфических ли-

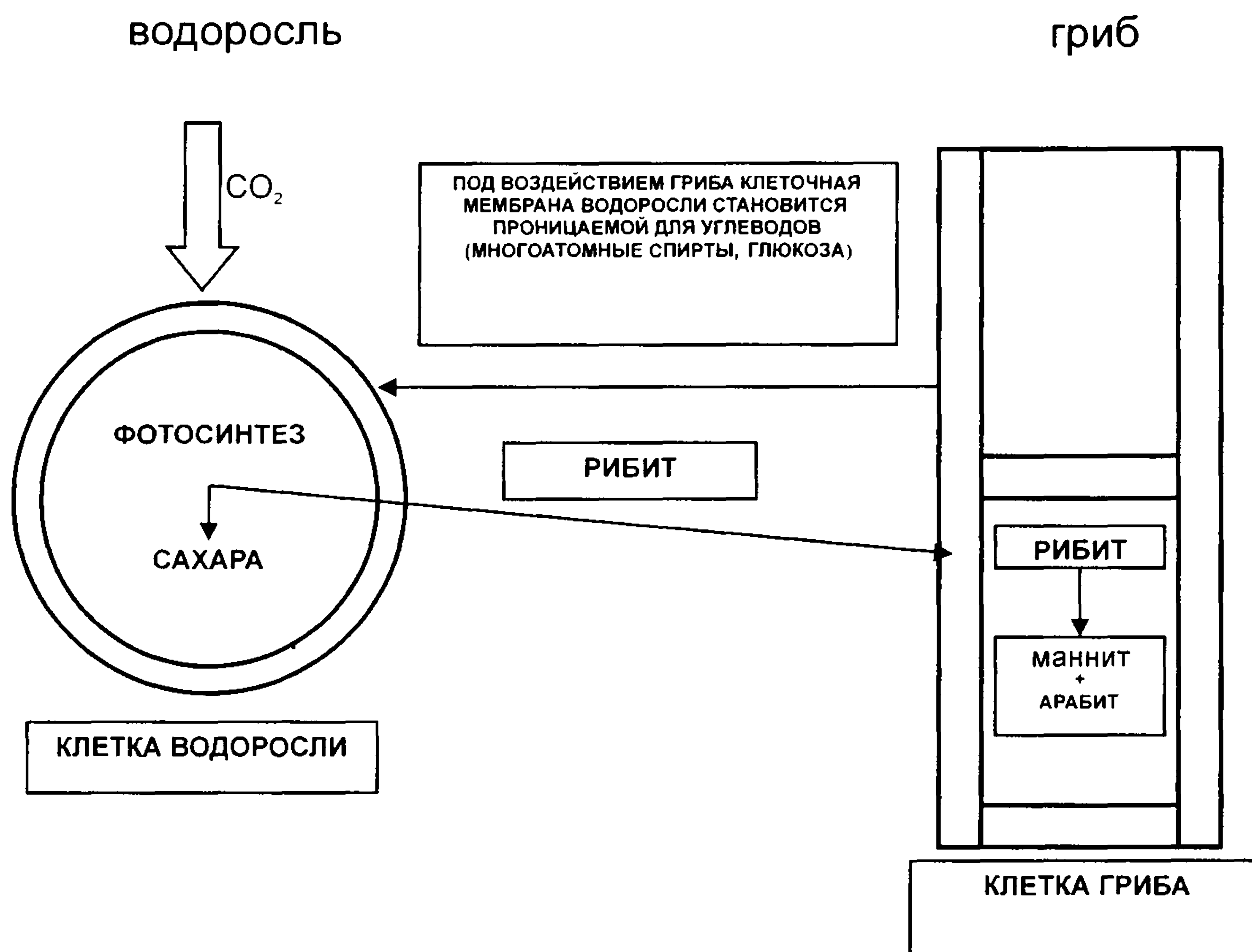


Рисунок 172. Схема обмена веществ между грибом (микобионтом) и водорослью (фикобионтом) в лишайнике.

шайниковых веществ, которые не образуют свободно живущие грибы и водоросли.

Первое экстрацеллюлярное лишайниковое вещество было обнаружено в 1826 г. К настоящему времени у изученных в этом отношении более 3000 видов лишайников обнаружено около 250 вторичных экстрацеллюлярных веществ. Из них 75 соединений выявлены только у лишайников, остальные обнаружены и у других организмов. Среди лишайниковых веществ преобладают соединения, образованные сочетанием фенольных единиц. Это ароматические вещества: хиноны, депсиды, тритерпеноиды, ксантоны, дибензифураны, фенолкарбоновые кислоты. Последние особенно широко представлены у лишайников. Например, усниновая кислота, обладающая антибиотической активностью, встречается у многих лишайников из родов *Alectoria, Cetraria, Cladonia, Hypogymnia, Evernia* и др. Она найдена примерно у 70 видов лишайников. Салициловая кислота, характерная для ряда видов *Parmelia* и *Usnea,* выявлена у более чем 75 видов. У *Evernia prunastri* обнаружена эверновая кислота. Для рода *Xanthoria* характерна париетиновая кислота. У лишайников выявлены алифатические и высшие жирные кислоты, а также полиспирты. У них также обнаружены вещества аминокислотного происхождения, например, пикророччелин у *Roccella fusiformis.*

Специфические вещества образуются микобионтом лишайника только в симбиозе с фикобионтом. Углеводы, синтезированные фикобионтом и передан-

ные грибу, превращаются им в лишайниковые вещества. Сам гриб, выделенный из таллома лишайника, почти никогда лишайниковых веществ не образует.

Количество лишайниковых веществ в талломе значительно колеблется, что, по-видимому, связано с условиями произрастания лишайника, в частности с влажностью субстрата и воздуха. Так, например, концентрация усниновой кислоты может составлять от 0,2 до 4% сухой массы таллома.

Большинство лишайниковых веществ плохо или совсем не растворяются в воде, благодаря чему они не вымываются из таллома дождём и росой. Они отлагаются на оболочках гиф в наибольшей степени в наружном коровом слое таллома. Так, париетиновая кислота (париетин) определяет оранжево-желтую окраску золотнянки стенной — *Xanthoria parietina.* Накопление этого вещества связано с интенсивностью освещения. Поэтому талломы золотнянки, растущие на солнце, отличаются более яркой окраской, по сравнению с талломами, растущими в условиях затенения. В последнем случае они могут терять жёлто-оранжевую окраску и становиться почти серовато-зеленоватыми. Это свидетельствует в пользу предположения, что хотя бы часть лишайниковых веществ выполняют защитные функции, защищая фикобионт от избыточного освещения. Таким образом, окрашенные лишайниковые вещества (пигменты) действуют как светофильтр. Антранарин, содержащийся во многих лишайниках, чаще и в большем количестве содержится у тенелюбивых и теневыносливых лишайников. Установлено, что он повышает эффективность фотосинтеза фикобионта.

Биологическое значение лишайниковых веществ изучено мало. Кроме упомянутой выше защиты от избыточного освещения и интенсификации фотосинтеза, в связи с малой растворимостью этих веществ воде можно предположить, что они защищают микобионт от потери воды, а сам таллом в целом от избыточного увлажнения, стабилизируя, таким образом, водный режим лишайника.

Многие лишайниковые вещества обладают антибиотической активностью по отношению к бактериям и микроскопическим грибам, а также подавляют рост мхов и всхожесть семян цветковых растений. Из-за очень медленного роста лишайников эти организмы часто являются их конкурентами в борьбе за субстрат и другие условия среды. Поэтому лишайниковые вещества, обладающие антибиотическими свойствами, приобретают большую экологическую значимость для лишайников в конкуренции с другими организмами. Значительной антибиотической активностью и широким её спектром обладает известная у многих лишайников усниновая кислота. Было установлено, что, несмотря на слабую растворимость, усниновая кислота может вымываться из лишайников, и, попадая в почву, влиять на развитие почвенных микроорганизмов. В почвах под лишайниками, содержащими усниновую кислоту, было обнаружено в 100 раз меньше аммонифицирующих бактерий, по сравнению с соседними участками без лишайникового покрытия. На ее основе в 1960-е гг. создан ряд антибиотических препаратов: в России бинан (натриевая соль усниновой кислоты), за рубежом усноэвозин (смесь усниновой и эверниевой кислот). Лишайники с их биологическими и биохимическими особенностями остаются перспективной группой для поиска новых биологически активных соединений.

Лишайниковые вещества играют значительную роль в заселении лишайниками в качестве "пионеров растительности" различных субстратов. Многие лишайниковые кислоты разрушающе действуют на твёрдые минеральные субстраты, позволяя эпилитным видам заселять безжизненные субстраты. Так, именно лишайники первыми заселяют остывшие после извержения вулканов лавы, делая их пригодными для заселения растениями лишь через 10–14 лет.

Установлено, что лишайниковые вещества не являются запасными веществами[1] или конечными продуктами (отходами) метаболизма. Очевидно, что лишайниковые вещества могут выполнять различные функции в жизни лишайников, но их биологическая роль требует дальнейшего изучения.

Лишайниковые вещества имеют большое значение в систематике этой группы. Отдельные виды и роды лишайников или таксоны более высокого ранга содержат определённые вещества, свойственные данному таксону или таксонам. Например, для порядка *Teloschistales* характерно присутствие в апотециях микобионта хризофановой кислоты, а для *Lobaria pulmonaria* — присутствие в талломе стиктовой кислоты.

В связи с этим в таксономии лишайников возникло и разрабатывается особое направление хемотаксономия. Для её целей обычно используют константные лишайниковые вещества, встречающиеся у данного семейства, рода, вида постоянно во всех ареалах независимо от возраста таллома. Поэтому при определении многих видов, групп видов или родов лишайников широко используют цветные реакции талломов при действии различных реактивов: KOH, $Ca(ClO)_2$, KJ и др. Например, для видов рода *Xanthoria* характерна реакция на париетиновую кислоту, которая обеспечивает при воздействии KOH вишнево-красное окрашивание таллома.

Существуют нестабильные лишайниковые вещества, которые встречаются у отдельных видов лишайников либо в части его ареала, либо в талломах определённого возраста. При этом химические вариации одного морфологически единого вида одни лихенологи считают самостоятельными видами, другие — химическими расами одного и того же вида.

Экологические группы лишайников

В связи с особенностями метаболизма лишайники растут очень медленно. Таллом нарастает от нескольких десятых до нескольких миллиметров в год. Отдельные чешуйки первичного таллома, например, некоторых кладоний вырастают из соредиев за 2–9 месяцев. В связи с этим одно из основных условий поселения лишайников в новых местообитаниях — длительная неподвижность субстрата. Из-за медленного роста таллома лишайникам, по сравнению с зелёными растениями, свойственна очень слабая способность к конкуренции с другими организмами. В то же время, являясь симбиотрофами, они могут осваивать и заселять субстраты, мало пригодные для растений. Наконец, их рост в основном не зависит от питательной ценности субстрата. Эти особенности определяют распространение лишайников. Среди лишайников выделяют несколько экологических групп.

---

[1] По этому поводу у специалистов нет единого мнения.

Эпигейные или напочвенные лишайники из-за конкуренции с травянистыми растениями редко встречаются на плодородных почвах. В основном они растут в тундрах, пустынях или полупустынях, на торфяниках, на бедных песчаных почвах сосновых боров и т. д. Это виды родов кладония и кладина, составляющие в тундрах так называемый "олений мох" — основную пищу северных оленей. Сюда входят кладина звездчатая *Cladina stellaris,* кладина вздутая *Cladina arbuscula,* кладина оленья *Cladina rangiferina,* кладония оленерогая *Cladonia rangiformis,* а также цетрария исландская или исландский мох *Cetraria islandica* (рис. 173). Типичный эпигейный листоватый лишайник — пельтигера собачья *Peltigera canina*, растущий в лесах и на открытых пространствах, особенно на песчаных и глинистых почвах (рис. 164, *3*).

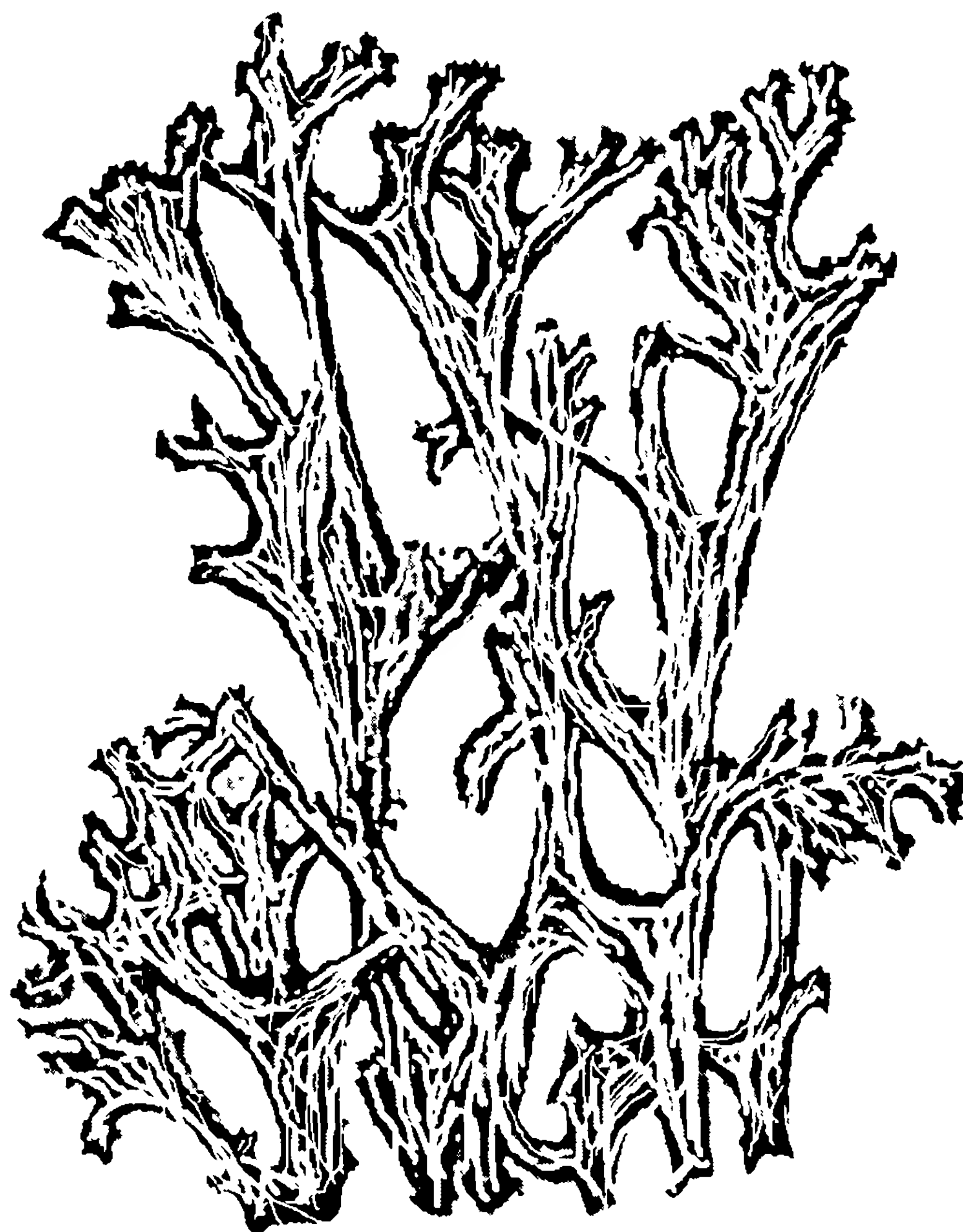


Рисунок 173. "Исландский мох" *Cetraria islandica.*

Эпифитные лишайники растут на ветвях и стволах деревьев и кустарников, используя их в основном как опорный субстрат. Здесь встречаются накипные, листоватые и кустистые лишайники. Расселение лишайников по стволу и ветвям в значительной степени определяется освещённостью. Наблюдается также некоторая избирательность отдельных видов эпифитных лишайников по отношению к породе дерева. Так золотнянка стенная *Xanthoria parietina* в средней полосе России особенно часто встречается на гладкой коре осин. В то же время этот лишайник достаточно часто развивается на обработанной древесине и черепице. Его находили даже на черепах погибших животных. Гипогимния вздутая (*Hypogymnia physodes*) в средней полосе России растёт как на стволах лиственных пород, особенно часто на берёзах, так и на хвойных, особенно на елях. Виды родов уснея и алектория более других приурочены к хвойным породам и обычно свисают со стволов и ветвей деревьев ("бородатые лишайники"). Повисающий таллом уснеи длиннейшей *Usnea longissima* может достигать длины 1 м (рис. 166, *2*). Вероятно, при заселении стволов и ветвей деревьев и кустарников имеет значение структура и кислотность (pH) коры.

Эпилитные лишайники поселяются на камнях и скалах и представлены в основном накипными видами. Например, космополитный вид ризокарпон географический (*Rhizocarpon geographicum*) встречается на скалах и камнях от Арктики до тропиков. Его таллом имеет контрастную чёрно-зелёную окраску, напоминающую географическую карту, и придаёт скалам, каменным осыпям пёстрый яркий вид. Среди эпилитных лишайников различают кальцефильные виды, живущие на известковых породах и кальцефобные — живущие на крем-

незёмных породах. Однако, существуют и индифферентные виды, поселяющиеся как на тех, так и на других.

Особую экологическую группу составляют **водные лишайники**, постоянно или большую часть года находящиеся в воде или под водой. Эта немногочисленная группа изучена слабо. Среди них есть пресноводные и обитающие в солёной воде, в стоячих водоёмах и в быстро текущих реках и ручьях. Дерматокарпон речной (*Dermatocarpon weberi*) покрывает камни и скалистое ложе ручьёв, речек и светлых озёр Карелии крупными серовато-бурыми листоватыми талломами.

Благодаря симбиотрофной природе лишайники заселяют огромное количество субстратов: почву, древесину, камни, стекло, металл (их находили на старинных пушках), черепицу и т.д. Всего список, на которых находили лишайники, насчитывает около 400 субстратов.

Одним из факторов, ограничивающих расселение лишайников, является чистота состава воздуха. В связи с этим зоны, прилегающие к крупным промышленным городам и поселкам, бедны лишайниками.

Установлено, что концентрации сернистых газов — SO_2 и SO_3 около 150–170 мг/м^3 и некоторые другие примеси в воздухе сильно тормозят рост и развитие лишайников. Торможение роста лишайников начинается при концентрации двуокиси серы в воздухе 0,05 мг/м^3, а при концентрации её 0,3 мг/м^3 лишайники исчезают (лишайниковая “пустыня”). Пагубное влияние на лишайники оказывают не только окислы серы, но и другие загрязнители — окислы азота, окись углерода, соединения фтора и др.

При этом среди лишайников можно выделить виды, относительно выносливые по отношению к загрязнителям — некоторые виды родов леканора *Lecanora*, ксантория *Xanthoria*, фисция *Physcia*, анаптихия *Anaptychya*. Это позволяет использовать лишайники для оценки чистоты воздуха в населённых пунктах и для мониторинга состояния окружающей среды в биосферных заповедниках.

На основе разной чувствительности отдельных видов лишайников к загрязнению воздуха разработано новое направление в лихенологии и экологии — **лихенометрия**[1]или **лихеноиндикация**. Загрязнённость воздуха при этом определяется по видовому составу, обилию, частоте встречаемости, скорости прироста лишайников — индикаторов.

Систематика лишайников

Лишайники насчитывают около 20 тысяч видов. В основу выделения групп лишайников кладется систематическая принадлежность микобионта. По этому признаку лишайники подразделяют на две группы: сумчатые или аскомицетные лишайники и базидиальные лишайники.

Сумчатые лишайники включают виды, имеющие в качестве микобионта сумчатый гриб, образующий на талломе перитеции или апотеции. Сюда относится подавляющее большинство лишайников, отдельные виды и биологические особенности которых перечислены выше. Все сумчатые лишайники как лихенизированные грибы отнесены к 12 порядкам аскомикота. Десять из них вклю-

[1] Лихенометрией также называют метод датировки возраста субстратов, заселённых лишайниками (архитектурные памятники, обнажения горных пород и т.п.)

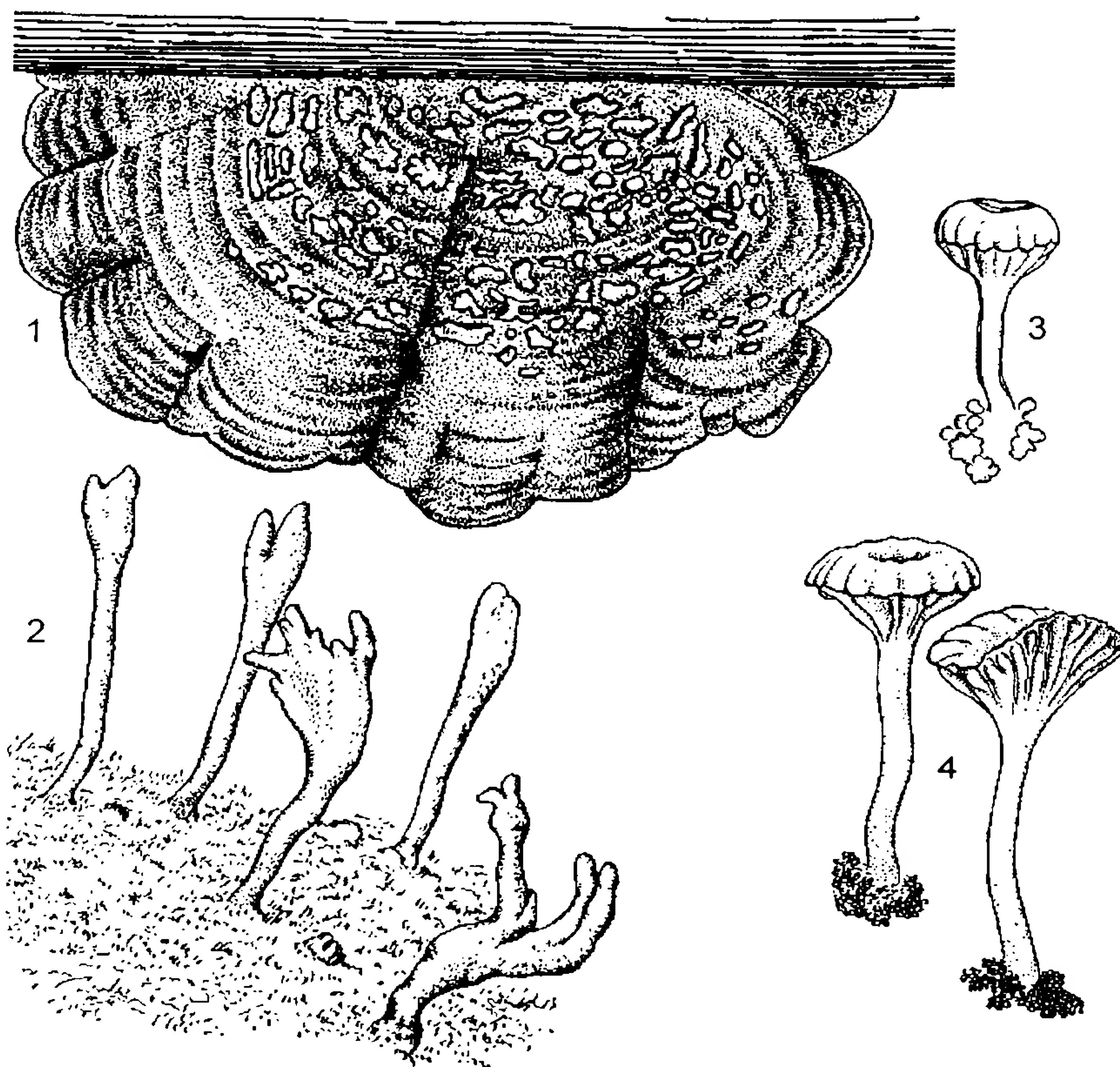


Рисунок 174. Базидиальные лишайники: 1 — *Cora pavonia*, 2 — роговидные плодовые тела *Clavulinopsis septentrionalis*. Базидиальные лишайники с плодовыми телами в форме шляпочного гриба: поперечный разрез через плодовое тело: 3 — *Omphalina leucdilacina*; 4 — *O. ericetorum*.

чают только лишайники (пор. *Arthoniales, Caliciales, Lecanorales, Lichinales, Patellariales, Peltigerales, Pertusariales, Pyrenulales, Teloschistales, Verrucariales*), а два порядка (*Dothideales* и *Ostropales*) содержат как лишайники, так и свободноживущие сумчатые грибы.

Базидиальные лишайники включают виды с плодовыми телами базидиомицетов (в основном из группы гименомицеты). Морфологически они соответствуют свободноживущим базидиомицетам. При этом они повторяют форму их плодовых тел, которые в этом случае содержат слой водорослей. Плодовое тело формируется на рыхлой слизистой плёнке, состоящей из гиф гриба и клеток или коротких нитей водоросли. Такие лишайники часто факультативны, и составляющие их гриб и водоросль могут существовать отдельно. В случае базидиальных лишайников симбиоз гриба и водоросли не приводит к образованию новых типов талломов, как у сумчатых лишайников. В них не обнаружены специфические лишайниковые вещества.

Все перечисленные особенности базидиальных лишайников указывают на их относительную эволюционную молодость. В этом случае симбиотические взаимоотношения водоросли и базидиального гриба не закрепились в процессе эволюции и не привели к образованию новых морфологических типов таллома и биосинтезу особых лишайниковых веществ. Базидиальные лишайники вклю-

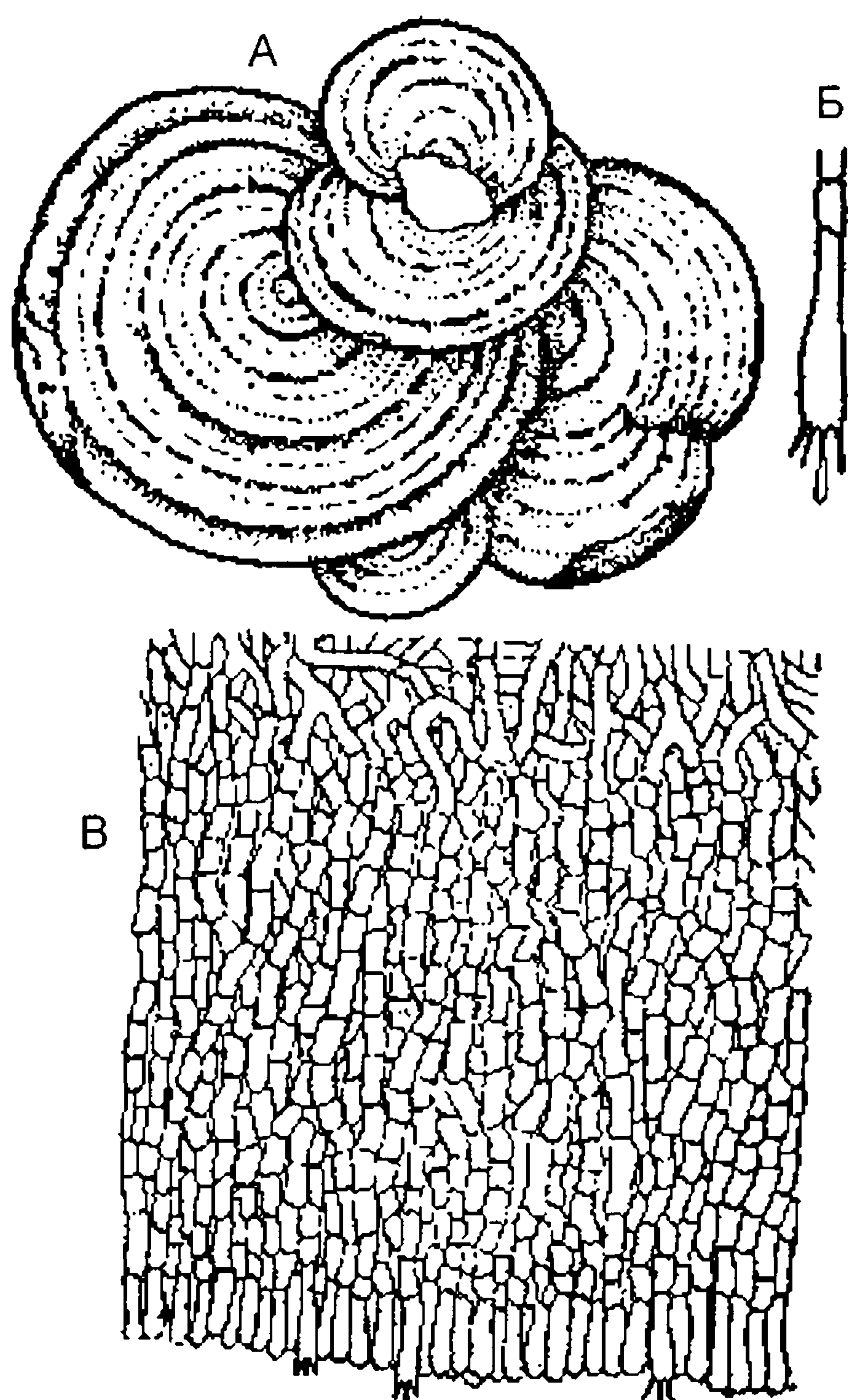


Рисунок 175. *Cora pavonia*. А — таллом; Б — базидия; В — продольный разрез гимениального слоя.

чают около 20 преимущественно тропических видов и изучены относительно мало (рис. 174).

В качестве примеров можно назвать кору (*Cora psvonia*) — самый распространённый в тропиках вид базидиальных лишайников. Его микобионт относится к роду *Thelephora* , а фикобионт — зелёная водоросль из рода *Chlorococcum*. Этот лишайник растёт на почве и имеет вид больших (до 10 см в диаметре) светло-серых пластинок, несущих на нижней стороне гимений. В центре таллома расположен слой водорослей (рис. 174, *1*;175). Другой базидиальный лишайник мультиклавула заплесневелая (*Multiclavula mucida*) имеет микобионт из рода *Clavulinopsis* и фикобионт — зелёные водоросли *Coccomyxa* или *Chlamydomonas*. Его характерные для рогатиковых низкие булавовидные плодовые тела вырастают из прикреплённой к гнилой древесине грибо-водорослевой пленки. Близкий вид сходного строения — *Clavulinopsis septentrionalis* (рис. 174, *2*).

Значение лишайников

Являясь симбиотрофным (авто-гетеротрофным) компонентом биогеоценозов, лишайники одновременно осуществляют фотосинтез, синтезируя и накапливая органические вещества, и в то же время разлагают минеральные соединения, что позволяет им первыми колонизировать субстраты, делая их пригодными для дальнейшего заселения высшими растениями. Таким образом, они участвуют в самом начале почвообразовательного процесса. Это основная и важнейшая функция лишайников в природе. В некоторых биоценозах, например в тундре и высокогорье, они являются основными доминирующими компонентами, что обеспечивается их долговечностью, устойчивостью к неблагоприятным условиям, нетребовательностью к питательности субстрата.

Практическое использование лишайников ограничено. Кроме указанной выше лихеноиндикации чистоты воздуха и общей оценки окружающей среды, лишайники в ограниченных количествах используют как сырье в парфюмерной промышленности. Наибольшее значение здесь имеет эверния сливовая *Evernia prunastri*, известная на мировом рынке как "дубовый мох" — mousse dechene. Из него получают концентрированный спиртовой экстракт — резиноид, который используется в качестве ароматического компонента для некоторых духов, а также для придания духам стойкости. Этот же лишайник использовали в Древнем Египте для ароматизации хлеба.

С глубокой древности лишайники служили сырьём для получения красителей. Например, *Roccella tinctoria* использовалась для приготовления синей краски, которая при добавке уксусной кислоты дает пурпурные, красные и жёлтые тона. И хотя в настоящее время такие краски получают синтетическим путём, до сих пор в текстильной промышленности Шотландии некоторые виды традиционных шотландских твидов окрашиваются только красителями, добытыми из лишайников.

Наибольшее практическое значение лишайники имеют для народов Севера, где они составляют основной корм для северных оленей.

Наиболее перспективно в практическом отношении использование лишайников в медицинских целях. Первые сведения об использовании лишайников в медицине относятся к глубокой древности. Для этих целей их употребляли ещё в Древнем Египте 2000 лет назад. Исходя из того, что лишайники образуют специфические вещества, не синтезируемые другими организмами, они могут оказаться перспективными для поиска и получения новых биологически активных веществ. У водных экстрактов многих видов лишайников была обнаружена значительная антибактериальная активность. В 1950-е гг. из лишайников были получены препараты эвозин-2 или паралицин, применявшийся при лечении открытой формы туберкулёза лёгких, уснимицин, использовавшийся при лечении туберкулёза и некоторых кожных заболеваний, препарат "Бинан" (натриевая соль усниновой кислоты) — эффективное наружное антимикробное средство для лечения ран, нашедшее применение в хирургической практике, при лечении ожогов. Бинан был разработан сотрудниками Ботанического института АН СССР в Ленинграде. Исходным сырьём для приготовления препарата служат лишайники родов кладония, уснея, алектория, эверния, пармелия. Исследования в этом направлении проводятся во многих странах мира.

При очень медленном росте лишайники являются долгожителями. Средний возраст листоватых эпифитных и эпигейных лишайников, определённый по величине ежегодного прироста таллома и его диаметру, составляет 30–50 лет. Возраст отдельных талломов, в основном накипных лишайников, определённый по косвенным признакам, составляет около 600 лет. Лишайники, особенно с учётом их медленного роста и особой роли в биогеоценозах, нуждаются в охране. Их использование в практической деятельности в основном нецелесообразно.

ЦАРСТВО *PROTOZOA*. МИКСОМИЦЕТЫ ИЛИ СЛИЗЕВИКИ

Миксомицеты в широком смысле и традиционном понимании в настоящее время относят к царству *Protozoa* (Olive, 1975) или *Protoctista* (Whittaker, 1969) (см. стр. 7). Их объединяет наличие фаготрофной стадии.

Эта группа включает эукариотные гетеротрофные организмы, вегетативная (трофическая) стадия которых представлена голым многоядерным протопластом, сособным к амебоидному движению по субстрату — **плазмодием** (рис. 176). Реже — вегетативное тело одноядерная амеба (амебоид) или **псевдоплазмодий**, где амебоиды не теряют своей обособленности. Способ питания в основном голозойный. Размер их — от нескольких микрометров до нескольких



Рисунок 176. Плазмодий в клетке корневого волоска капусты (по J. P. Braselton, Ohio University USA — http://www.oak.cats.ohiou.edu).

сантиметров. Репродуктивная стадия — простой или сложный спорангий (рис. 178–180).

У миксомицетов сложный цикл развития, включающий зооспоры с двумя гладкими жгутиками, гаплоидные и диплоидные **миксоамебы**, у представителей двух отделов — *Dictyosteliomycota* и *Acrasiomycota* — подвижная стадия отсутствует.

В большинстве миксомицеты — сапротрофы, живущие в гнилой древесине и листовом опаде. Немногие — внутриклеточные паразиты растений. Группа включает около 500 видов и подразделяется по уровню организации плазмодия, особенностям цикла развития и способу питания: сапротрофному или паразитному на 4 отдела и 6 классов.

Отделы и классы миксомицетов

Отделы	Классы
Myxomycota	*Protosteliomycetes*
	Myxomycetes
	Ceratiomyxomycetes
Plasmodiophoromycota	*Plasmodiophoromycetes*
Dictyosteliomycota	*Dictyosteliomycetes*
Acrasiomycota	*Acrasiomycetes*

Отдел Миксомицеты — *Myxomycota*

Отдел составляют типичные миксомицеты. Вегетативное тело — **фаготрофная** стадия экстрацеллюлярная и ассимилятивная фаза — сапротрофный плазмодий. Имеется подвижная стадия — **миксофлагелляты**. В состав клеточных стенок спорангиев и спор входит целлюлоза. Включает три класса.

Класс миксомицеты (миксогастровые) — *Myxomycetes* (*Myxogasteromycetes*)

Наиболее крупный класс отдела, включающий около 400 видов сапротрофов, обитающих главным образом в лесах. Плазмодий живет внутри растительного субстрата: в глубине гниющих пней, валежа, в лесной подстилке среди опавших перегнивающих листьев. В субстрате он амебообразно передвигается со скоростью 0,1–0,4 мм в минуту.

Плазмодий содержит около 70–73% воды, 25–30% белков. В его составе имеются липиды, гликоген, пигменты и некоторые другие вещества.

Ядра плазмодия диплоидны. Находясь в субстрате, он обладает положительными гидро- и трофотаксисами и отрицательным фототаксисом. В определенный момент развития плазмодий, достигнув определенных размеров, приобретает положительный фототаксис, выползает на поверхность субстрата, где его можно обнаружить в виде бесцветной или окрашенной слизистой массы. Здесь он переходит к генеративной стадии — образованию спорангиев со спорами. Обычно в спорангий или в спорангии превращается весь плазмодий, причем это превращение происходит очень быстро, часто в течение нескольких часов. Спорангии миксогастровых разнообразны по форме и строению (рис. 178–180). Внутри спорангиев образуется масса спор и у многих родов и видов особые нити — **капиллиций** с неравномерно утолщенными стенками. Эти нити образуются из спавшихся при образовании спор вакуолей, находившихся в плазмодии. Они способны, благодаря утолщениям стенок в виде колец, спиралей, шипиков и т.д., к гигроскопическим движениям и содействуют, таким образом, разрыхлению и рассеиванию спор.

Образованию спор и спорангиев предшествует редукционное деление диплоидных ядер плазмодия. Гаплоидные споры, попав на субстрат, прорастают в гаплоидные зооспоры с двумя гладкими жгутиками на переднем конце. Зооспоры могут размножаться делением, затем теряют жгутики и превращаются в гаплоидные **миксоамебы**, которые также могут размножаться делением, затем эти миксоамебы попарно сливаются и образуется диплоидная миксоамеба. У некоторых видов этот цикл укорочен и сливаются попарно зооспоры. Слияние у большинства видов осуществляется только между миксоамебами или зооспорами, имеющими разные типы спаривания, т.е. имеет место гетероталлизм. Диплоидная миксоамеба разрастается, число ядер в ней увеличивается за счет митотических делений диплоидных ядер и таким образом вновь образуется плазмодий, уходящий вглубь субстрата (рис. 177). Это общая схема цикла развития миксомицетов, от которой могут быть отклонения. Так, имеются указания на

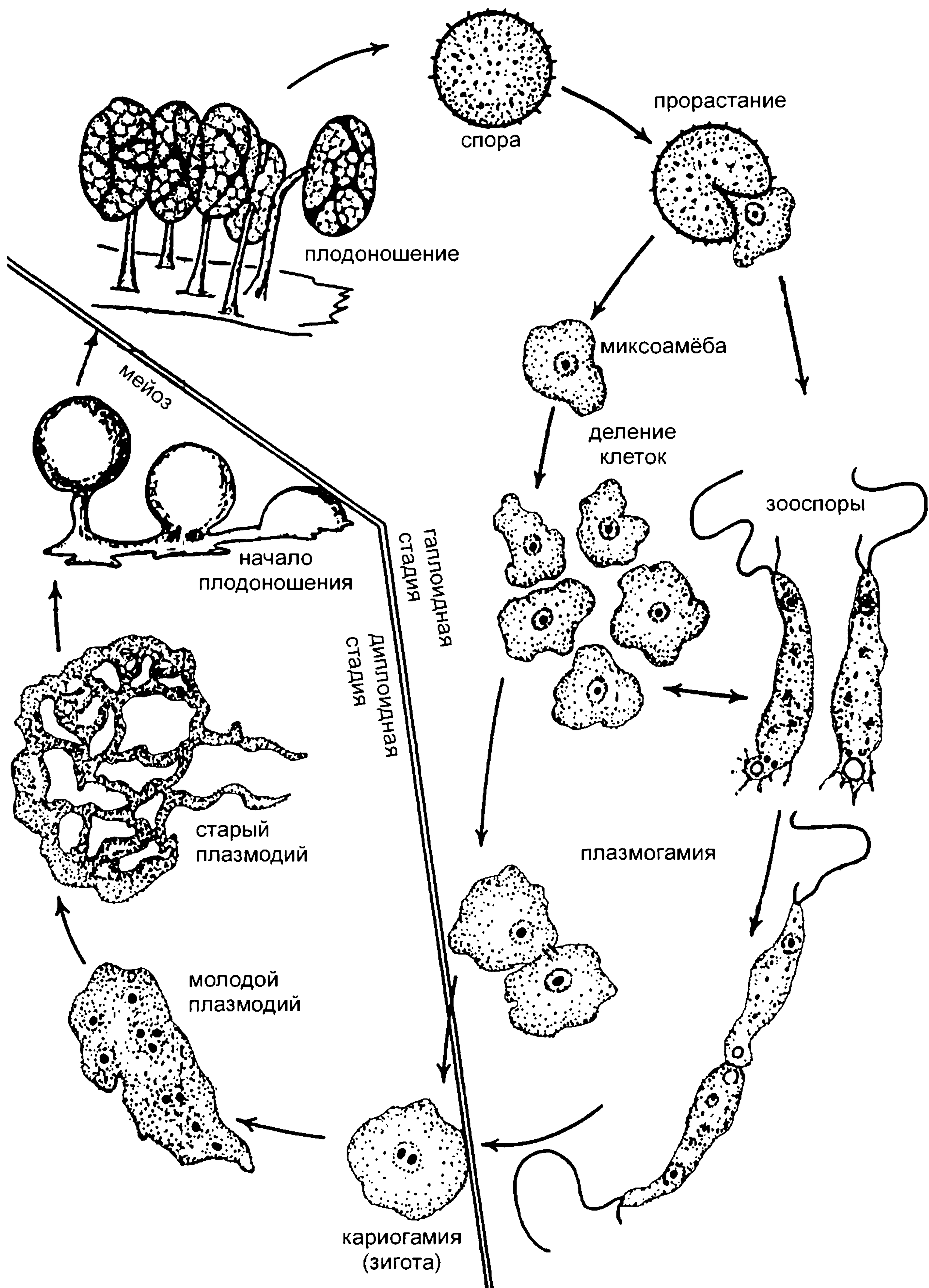


Рисунок 177. Цикл развития миксомицетов.

наличие у сапротрофных миксомицетов бесполого размножения двухжгутиковыми зооспорами, образующимися из отделившихся участков плазмодия.

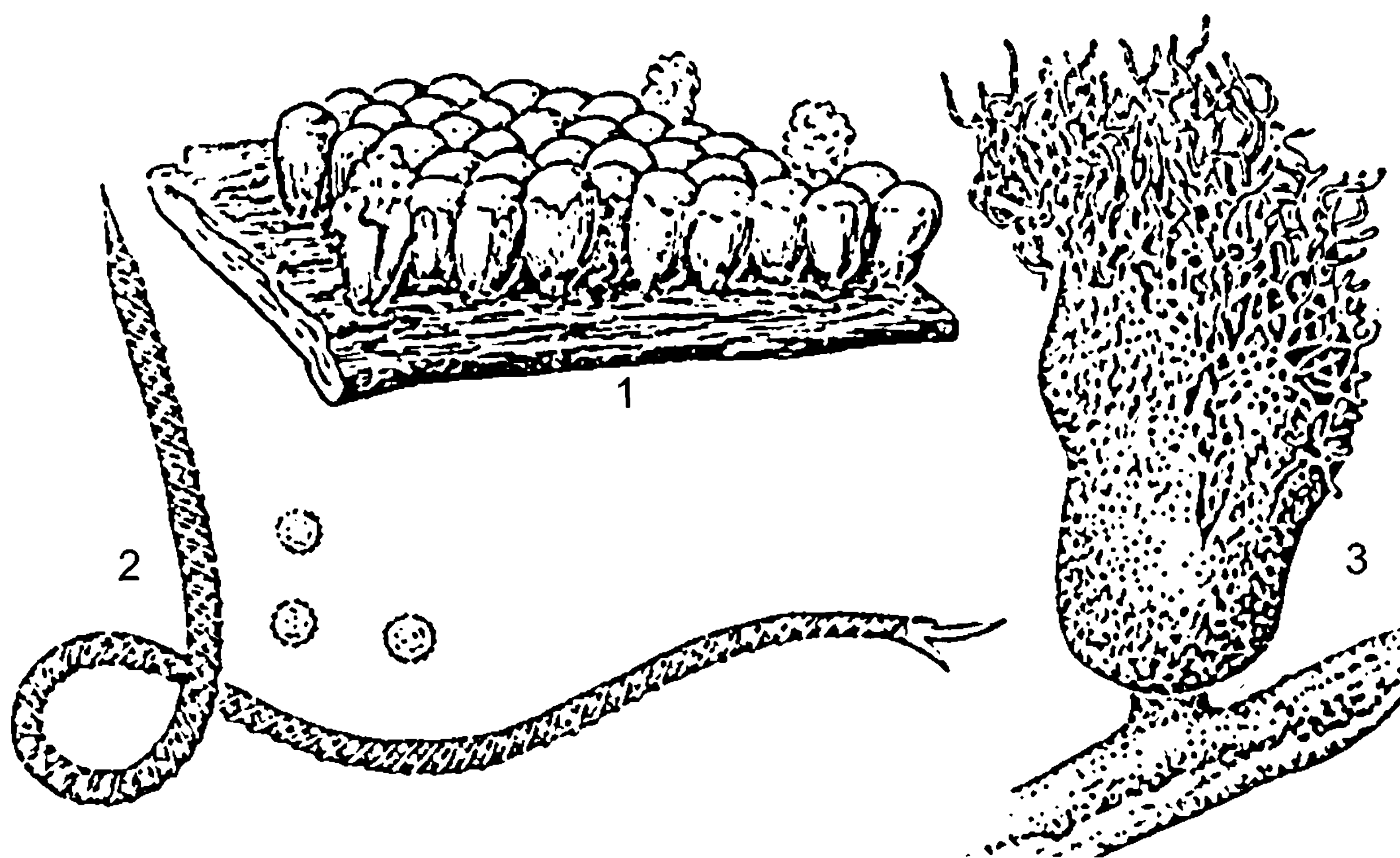


Рисунок 178. *Trichia*: 1 — группа спорангиев; 2 — нить капиллиция и споры; 3 — раскрывшийся спорангий.

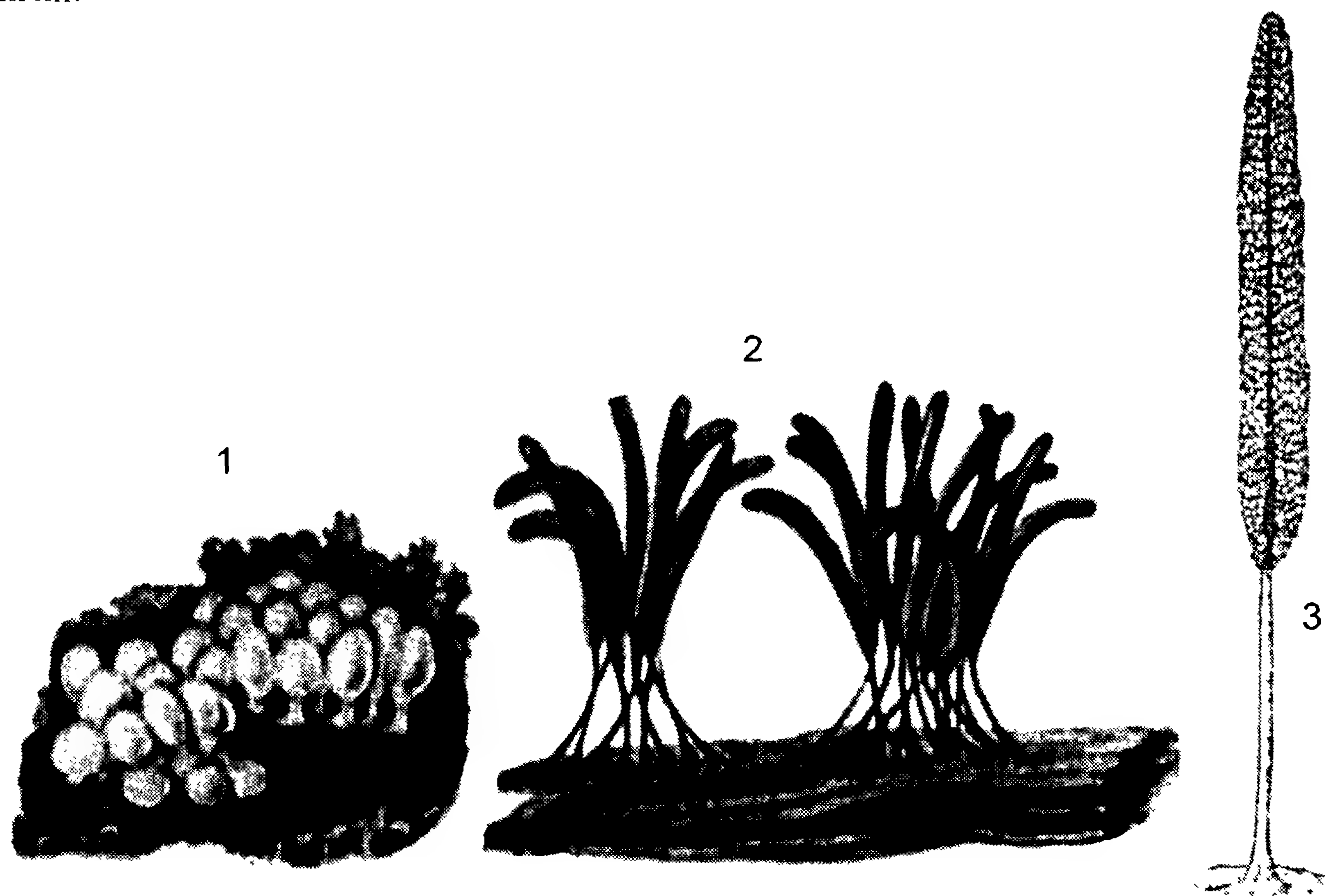


Рисунок 179. *Stemonites*: 1 — молодые спорангии; 2 — зрелые спорангии; 3 — ножка и капиллиций с колонкой.

Широко распространены в лесах на мелких глилушках виды родов: трихия — *Trichia,* с мелкими золотистыми цилиндрическими спорангиями 1-2 мм высотой, расположенными тесными группами (рис. 178) и стемонитес — *Stemonites*, спорангии которых после разрушения оболочки имеют вид крошечных перышек темно-коричневого цвета 5–15мм высоты. В этой стадии они состоят из капиллиция, ветвящегося и образующего сеточку на длинной, тонкой ножке, коричневого от покрывающей его массы спор (рис. 179).

Хорошо заметна и часто встречается на замшелой древесине ликогала древесинная *Lycogala epidendrum.* Ее довольно крупные, до 1 см в диаметре, шаровидные плодовые тела кораллово-красной окраски представляют собой соеди-

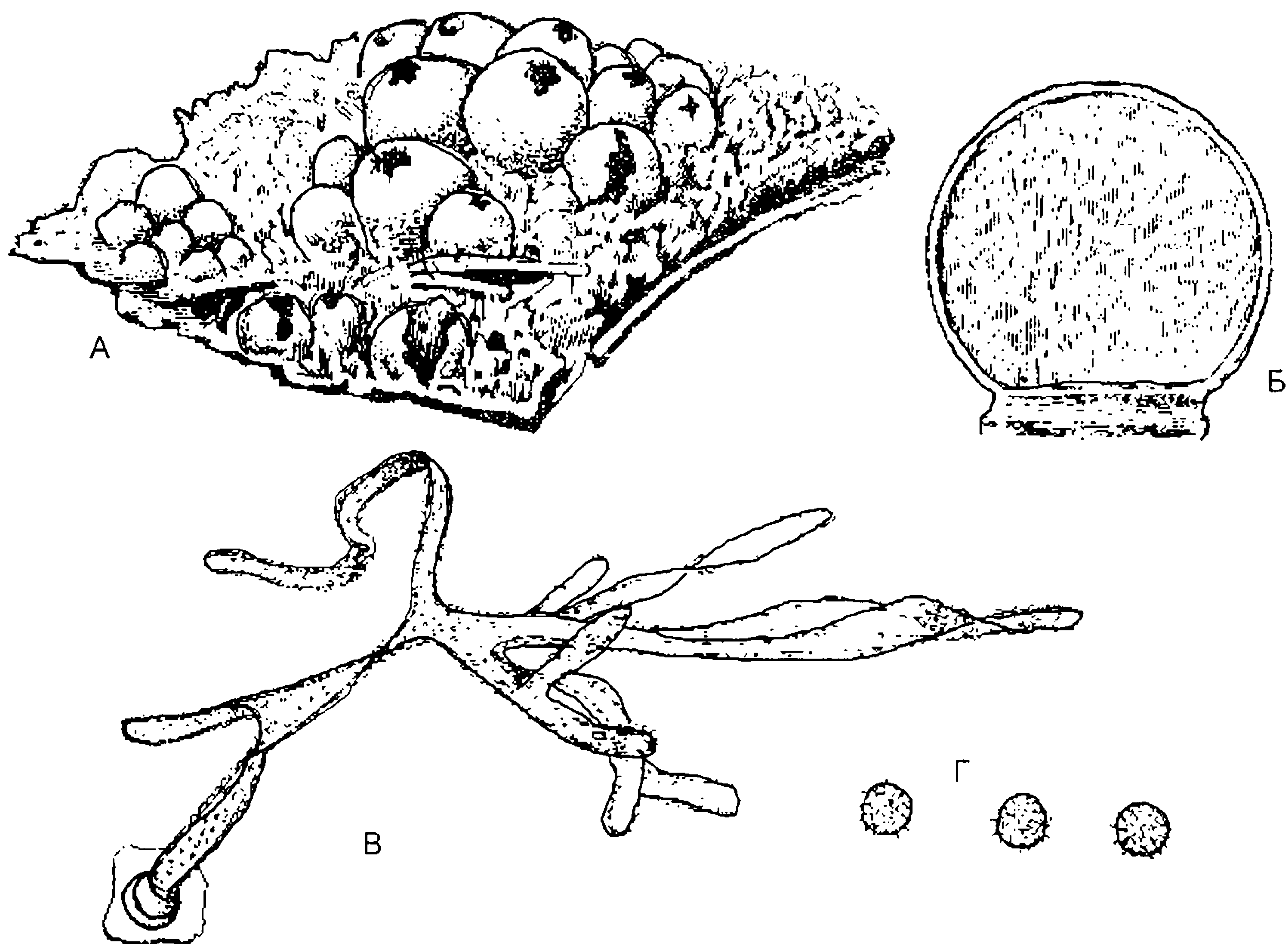


Рисунок 180. *Lycogala epidendrum*: А — эталии; Б — зрелый эталий в разрезе; В — псевдокапиллиций, Г — споры.

нение нескольких спорангиев под общей оболочкой. При этом собственные оболочки спорангиев разрушаются, а их остатки образуют **псевдокапиллиций**. Такое плодовое тело миксомицетов называется **эталий** (рис. 180).

Классы *Protosteliomycetes* и *Ceratiomyxomycetes* включают очень простые по строению сапротрофные миксомицеты с микроскопическими плазмодиями и спорангиями с 1 или 2–8 спорами. Половой процесс не обнаружен.

Отдел плазмодиофоровые — *Plasmodiophoromycota*

Виды имеют интрацеллюлярную фаготрофную стадию, т.е. внутриклеточный (паразитический) плазмодий. Отличаются сложным циклом развития, включающим продолжительные по времени гаплоидную и диплоидную стадии. Включает один класс Плазмодиофоромицетес — *Plasmodiophoromycetes*.

Внутриклеточные паразиты высших растений. Не образуют спорангиев. Вместилищем спор становятся пораженные клетки растения — хозяина. Цикл развития в типе сходен с таковым у миксогастровых, но отличается еще большей сложностью за счет удлинения гаплоидной стадии. Наибольшее значение имеет род плазмодиофора *Plasmodiophora* с хорошо изученным видом *P. brassicae* возбудителем заболевания — кила крестоцветных. Паразит поражает корни капусты и других крестоцветных, вызывая на них большие опухоли. Особенно вредоносен для рассады в парниках, такая рассада не дает кочанов. Если же

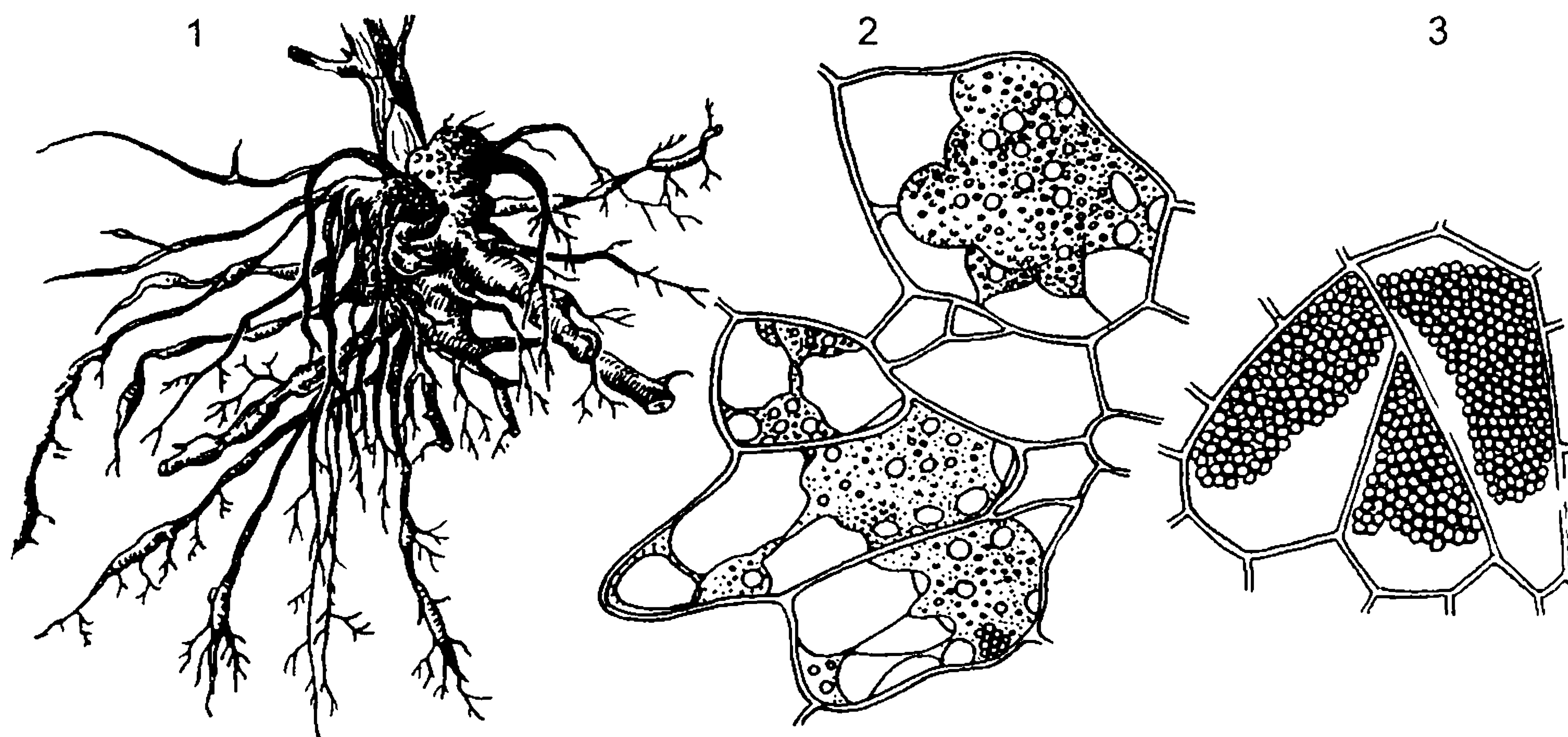


Рисунок 181. Возбудитель килы крестоцветных *Plasmodiophora brassicae*: 1 — опухоли на корнях капусты; 2 — клетки растения с плазмодием паразита; 3 — клетки растения со спорами паразита.

поражено взрослое растение, то кочаны недоразвиваются. На срезах через опухоли видны гипертрофированные клетки с желтоватым плазмодием паразита, часто заполняющим всю клетку хозяина, или зернистой массой спор (рис. 181). Здоровые клетки, окружающие инфицированные, интенсивно делятся, за счет чего и образуются опухоли. Корни растения при этом развиваются плохо. После сгнивания опухоли споры оказываются в почве, где могут сохраняться в течение многих лет.

Цикл развития *P. brassicae*. Оказавшиеся в почве споры прорастают, образуя двужгутиковые зооспоры, которые теряют жгутики и превращаются в гаплоидные миксамебы. Такие миксамебы живут в почве, затем проникают в корневой волосок, и разрастаясь, образуют первичный гаплоидный плазмодий. Он не проникает глубоко в ткани корня и не образует опухолей. Затем он выходит из корневых волосков и формирует гаплоидные зооспоры (которые можно трактовать как гаметы), попарно копулирующие и образующие сначала двуядерную, а затем, после слияния ядер, диплоидную зооспору, которая теряет жгутики и превращается в диплоидную миксоамебу. Последняя заражает клетки корня и разрастается в нем в диплоидный вторичный плазмодий. После периода вегетативного роста и мейотического деления ядер вторичный плазмодий распадается на гаплоидные споры. Необходимо отметить, что диплоидная стадия приурочена к тканям растения-хозяина и именно диплоидная миксоамеба способна вызывать основное заражение растения-хозяина с образованием опухолей (рис. 182).

От этого цикла могут быть некоторые отклонения. В частности вторичное заражение корня может осуществляться двуядерной или диплоидной зооспорой, минуя стадию диплоидной миксоамебы.

Еще один вид, со сходным циклом развития, имеющий практическое значение, спонгоспора *Spongospora solani* — возбудитель порошистой парши картофеля. Поражаются клубни, на поверхности которых образуются язвочки с коричневатым порошистым содержимым. Споры этого паразита в клетке хозяина склеены в губчатые комочки (рис. 183).

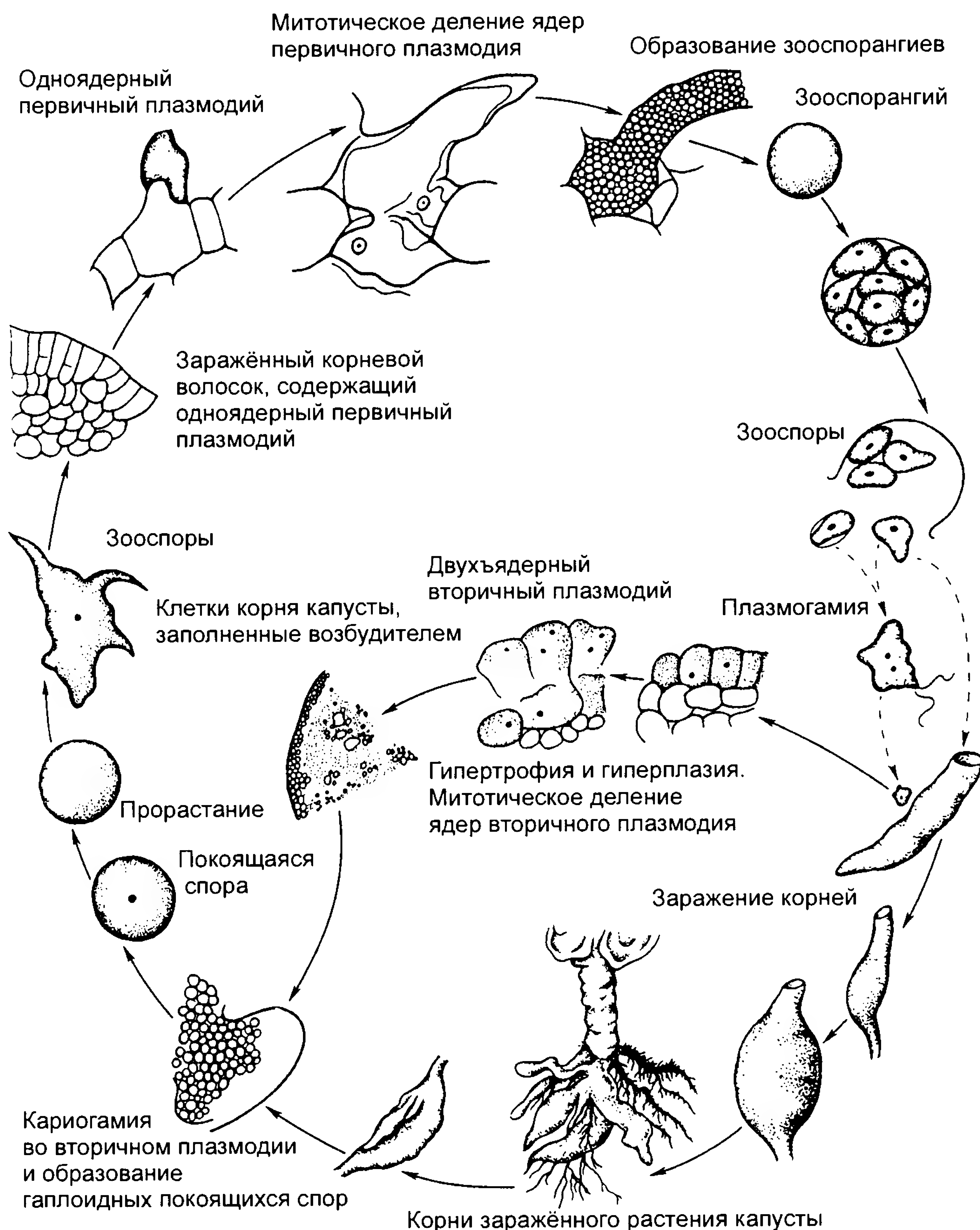


Рисунок 182. Цикл развития Plasmodiophora brassicae (по: Agrios, 1978).

Отсутствие дифференцированных спорангиев в цикле развития плазмодиофоровых относят за счет внутриклеточного паразитизма, когда стенки клетки растения-хозяина выполнят функции оболочки спорангия.

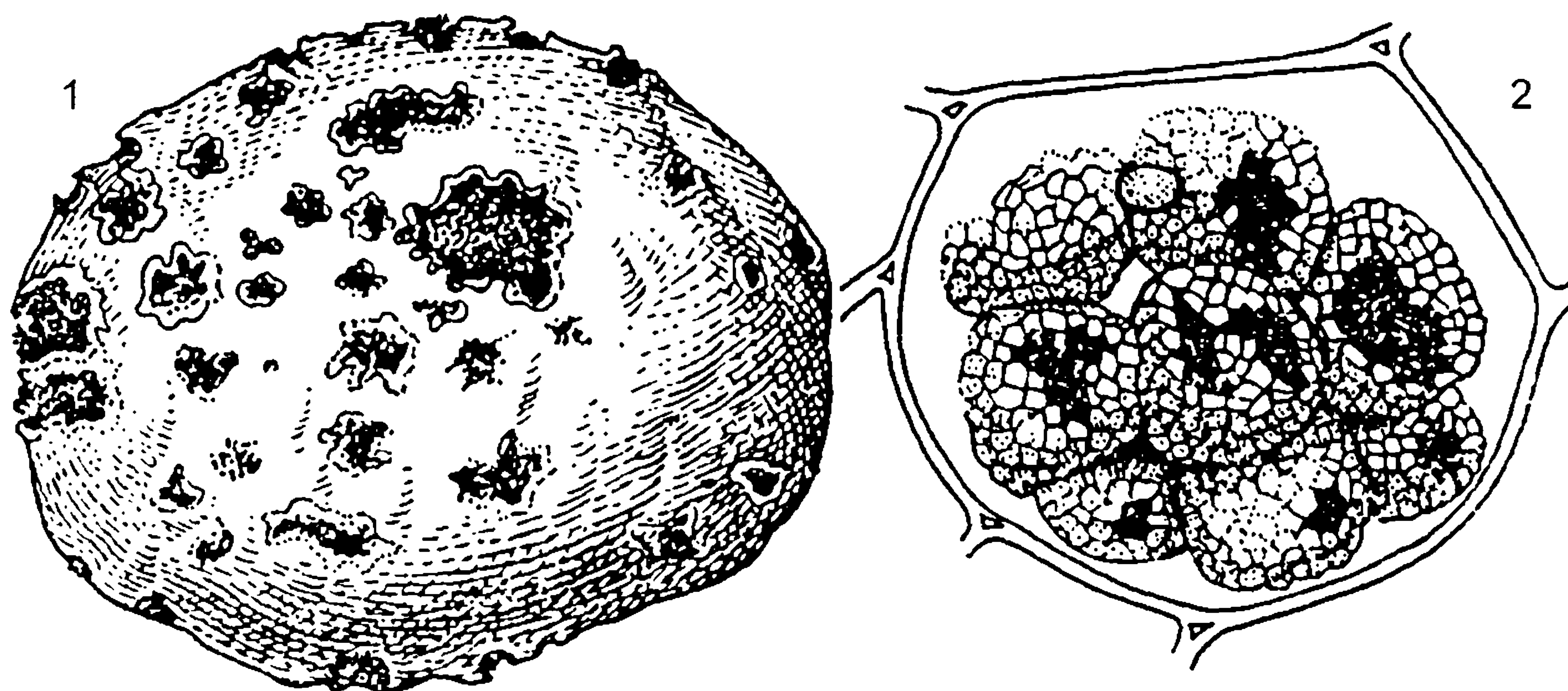


Рисунок 183. Возбудитель парши картофеля *Spongospora solani*: 1 — парша на клубнях; 2 — губчатые комочки спор в клетке клубня.

Отдел Диктиостелиевые — *Dictyosteliomycota*

Включает миксомицетоподобные организмы, ассимиляционная (трофическая) стадия которых свободноживущие миксоамебы, размножающиеся продольным делением, а затем перед размножением спорами объединяющимися в **псевдоплазмодий**. Образование псевдоплазмодия происходит путем сползания (агрегации) миксоамеб, не теряющих при этом своей обособленности. Этим псевдоплазмодий отличается от настоящего плазмодия. Миксоамебы в основном с нитевидными выростами — **псевдоподиями**. Ядра с двумя и более периферическими ядрышками. Клеточные стенки спорангиев и спор содержат целлюлозу. Почвенные сапротрофы, живущие в богатых органическими веществами субстратах, например, в навозе и гниющих растительных остатках. Питаются в основном, захватывая клетки бактерий и органические частицы. Представитель *Dictyostelium discoideum,* обитающий в навозе (рис.184). При исчезновении пищи (голодании), отдельно живущие амебы сползаются, образуя псевдоплазмодий — стадия агрегации. Псевдоплазмодий *D. discoideum* движется по направлению к источнику тепла, улавливая перепад температур до 0,0005°С. В нем амебы, прилегая друг к другу, формируют ножку 3 мм в диаметре, на которой образуется спорангий (**спорокарп**) 0,2–0,3 мм в диаметре, одетый целлюлозной оболочкой. Особенностью морфологии данного вида является то, что задняя по ходу движения часть псевдоплазмодия образует головку спорокарпа, а передняя — ножку — **спорофор**. Амебы в ножке отмирают и она становится полой. Амебы внутри спорангия превращаются в покоящиеся споры, также с целлюлозной оболочкой. Из них при наступлении благоприятных условий выходят амебы. Такой цикл развития проходит за 3 — 4 дня. Этот вид хорошо развивается на сенном отваре с добавлением кишечной палочки в качестве источника питания. Поэтому он представляет хороший объект для экспериментальных исследований (изучение таксисов, ядерные циклы и т. п.).

У некоторых диктиостелиевых выявлено слияние двух гаплоидных миксоамеб со слиянием ядер и последующим мейозом.

7 — 2499



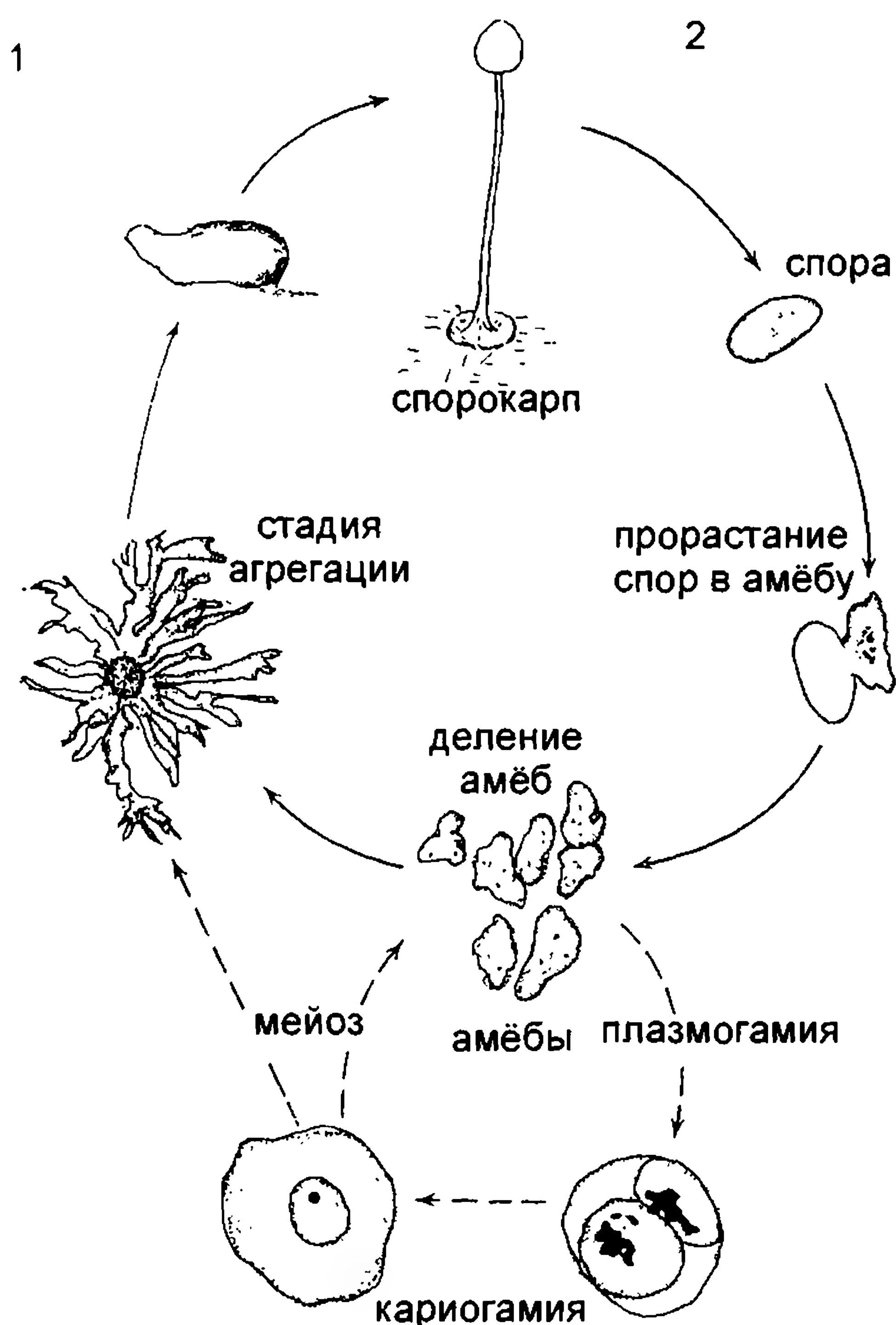


Рисунок 184. Диктиостелиум дисковидный — *Dictyostelium discoideum*: 1 — пседоплазмодий при разных увеличениях; 2 — цикл развития *Dictyostelium*.

Диктиостелиевые, предположительно, происходят от наиболее простых *Myxomycota* (класс протостелиевые). Их сближает присутствие целлюлозы в клеточных стенках спорангиев и спор. Основное отличие — отсутствие подвижных стадий.

Отдел Акразиевые — *Acrasiomycota*

Клеточные слизевики. Трофическая (вегетативная) стадия — свободно живущие почвенные миксоамебы, объединяющиеся в псевдоплазмодий перед размножением. Миксоамебы с лопастными псевдоподиями. Ядро с центрально расположенным ядрышком. Два последних признака существенно отличают их от диктиостелиевых. В цикле развития отсутствует подвижная стадия (миксофлагелляты). Целлюлоза не обнаружена. Сапротрофы в почве, на растительных остатках. Отдел включает 30–40 видов.

Представитель *Acrasia rosea* (рис. 185). Миксоамебы движутся с помощью **псевдоподиев**, поглощая одноклеточные организмы и даже амебы своего вида. Миксоамебы образуют псевдоплазмодий оранжевого цвета, который достаточно быстро дифференцируется на спороносный орган — **сорокарп**, состоящий из ножки и головки — **сорогена**. Сороген расчленяется на доли, каждая из которых образует простую или разветвленную цепочку спор, образовавшихся вслед-

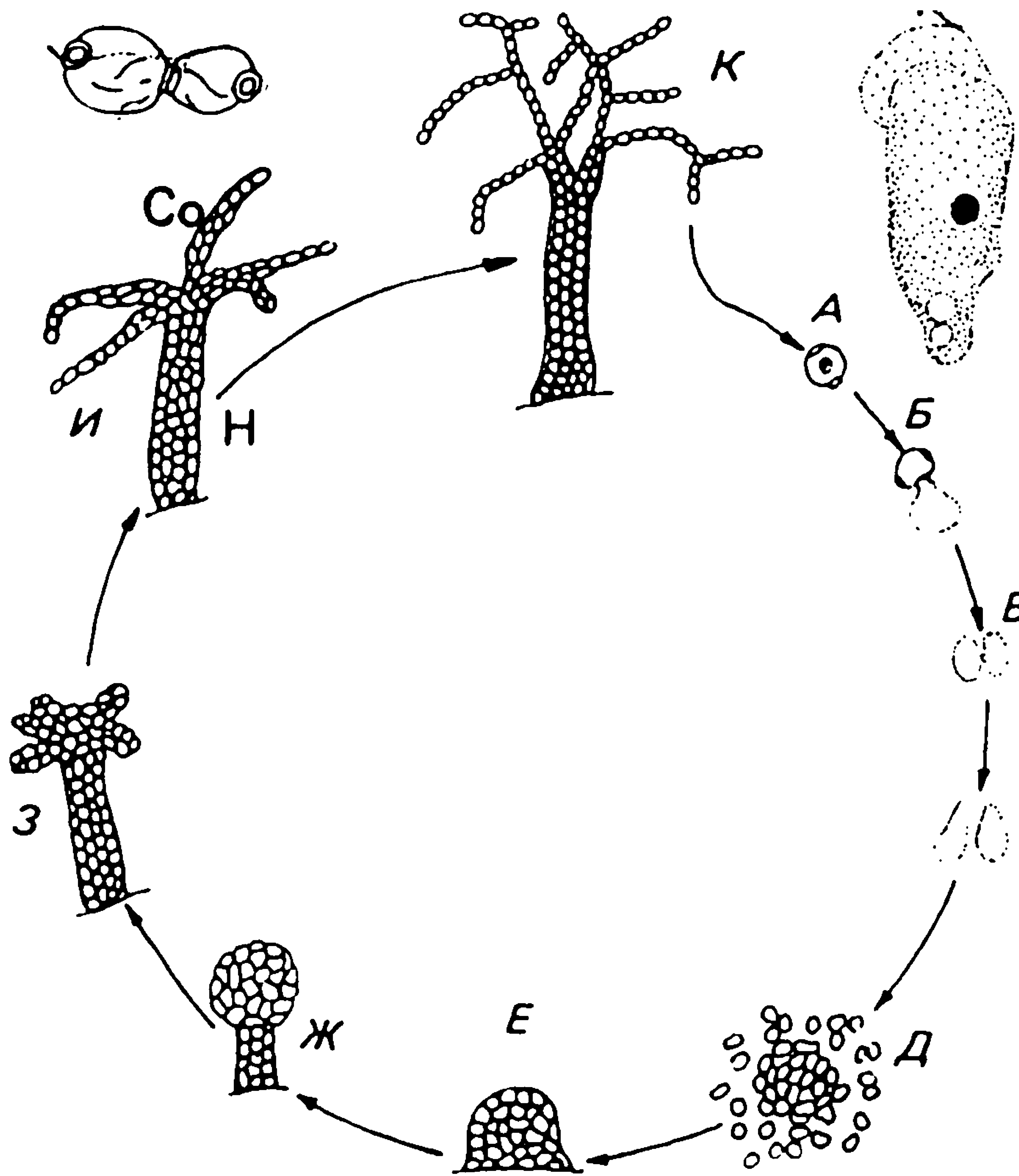


Рисунок 185. Акразия розовая *Acrasia rosea*. А–Г — прорастание споры миксамебой, инцистирование ее и новое прорастание; Д — агрегация миксоамеб, Е–И — образование сорокарпа с дифференцировкой на ножку (Н) и сороген (Со); З — разветвление сорогена; И — формирование из миксоамеб цепочек спор; К — зрелый сорокарп.

ствие округления отдельных амеб и образования ими клеточной стенки. Амебы в ножке не отмирают, в отличие от диктиостелиевых, а также превращаются в споры.

Цикл развития акразии розовой: миксоамеба > инцистирование > новое прорастание в миксоамебу > размножение делением > агрегация миксоамеб в псевдоплазмодий > формирование сорокарпа (из ножки и сорогена) > ветвление сорогена > образование цепочек спор > спора > прорастание в миксоамебу.

Акразиевые гипотетически рассматривают как филогенетическую ветвь свободноживущих почвенных амеб. Основанием для этого служит отсутствие у них жгутиковой стадии в цикле развития и целлюлозы.

Происхождение группы миксомицетов в целом связывают или со свободно живущими почвенными амебами или с амебоидными жгутиковыми (флагеллятами)

Экологические группы грибов и грибоподобных организмов

Гетеротрофный способ питания, характерный для грибов, обуславливает то, что их развитие в большой степени зависит от субстрата, на котором они развиваются. В связи с высокими адаптивными возможностями грибы занимают самые разнообразные экологические ниши и играют значительную роль в биоценозах. При выделении экологических групп грибов учитывают как место их обитания, так и характер субстрата, который они используют для своей жизнедеятельности. По способу питания грибы относят к **сапротрофам, паразитам** или **симбиотрофам**. Традиционно выделяют несколько эколого-трофических групп грибов. В каждую из них входят грибы различных таксономических групп.

Почвенные грибы. В почве обитают представители практически всех отделов грибов. Одни из них находятся в ней постоянно — истинно почвенные грибы, другие попадают случайно с опадом листьев и растительными остатками, дождевыми и талыми водами, частицами пыли из воздуха и т. п. Случайно попавшие в почву грибы находятся в неактивном состоянии — в виде различного типа спороношений (конидий, телиоспор, склероциев) или в виде неактивного мицелия. Циклы развития этих грибов часто не связаны с почвой. Она служит только для их выживания и перезимовки. Почвенные грибы по приуроченности к определенным горизонтам подразделяют на более мелкие группы — подстилочные сапротрофы, гумусовые сапротрофы, грибы корневой зоны или ризосферы, по способу питания выделяют **микоризные** грибы, образующие микоризу с древесными и травянистыми растениями, питающиеся за счет обмена питательными веществами между грибом и растением.

К микоризным грибам относятся многочисленные шляпочные грибы класса базидиомицетов (гимено — и гастеромицеты), образующие микоризу с деревьями и кустарниками, а также представители зигомицетов из порядка *Glomerales* (*Zygomycota*) — образующие микоризу преимущественно с травянистыми растениями.

Микориза — сложный симбиоз грибов с корнями высших растений. Потому как осуществляется этот контакт различают три типа микориз: эндотрофную, эктотрофную и промежуточную между ними — экто-эндотрофную.

При **эндотрофной** микоризе мицелий гриба распространяется главным образом внутри тканей корня растений (в коровой паренхиме) и относительно мало выходит наружу. Корни при этом имеют нормальные корневые волоски. Мицелий гриба располагается в межклеточном пространстве или внутри клеток. При этом часто образуются клубки гиф — **везикулы** и внутриклеточные разветвления в виде гаусторий — **арбускулы**. Этот тип микоризы называют арбускулярной микоризой, а формирующие ее грибы АМ-грибами. Эндотрофная микориза встречается у многих травянистых растений. Она образуется главным образом микроскопическими грибами с неклеточным мицелием из отдела *Zygomycota* (порядок *Glomerales*), или грибами с клеточным мицелием из отдела *Ascomycota,* или анаморфными грибами. Эндотрофная микориза орхидных (сем. *Orchidaceae*) образована базидиальным грибом в его анаморфной стадии — *Rhizoctonia,* о чем свидетельствуют типичные пряжки на мицелии, характерные для базидиальных грибов. Микориза орхидных облигатна для большинства видов этого семейства. Се-

мена этих растений не прорастают в отсутствии своего микоризного партнера. Для большинства травянистых растений она не столь обязательна.

Эктотрофная микориза отличается тем, что на корнях формируется наружный чехол из гиф или она имеет вид плотно переплетенной ткани, одевающей корень. От этого переплетения в окружающую почву отходят свободные гифы. Собственных корневых волосков корень при этом не образует. Иногда при усиленном росте корень разрывает на вершине грибной чехол и дальше растет свободно (рис. 97). Такая микориза характерна для древесных растений и редко встречается у травянистых.

В природных условиях провести четкую границу между эндотрофной и эктотрофной микоризами трудно. Переходной между ними является **экто-эндотрофная** микориза, очень распространенная у большинства древесных пород. При такой микоризе гифы гриба густо оплетают корень снаружи и в то же время дают обильные ветви, проникающие в коровую паренхиму. Мицелий идет отчасти по межклетникам, отчасти внутриклеточно, образуя в клетках везикулы и арбускулы. Кроме того, гифы гриба, проходя между клетками эпидермиса, образуют однослойное сплетение — "сеть Гартига". Наружные свободные гифы гриба широко расходятся в почве от корня, заменяя ему корневые волоски. Эти свободные гифы получают из почвы воду, минеральные соли, а также растворимые органические вещества (главным образом азотистые). Часть этих веществ поступает в корень, а часть используется самим грибом на построение грибницы и плодовых тел. В клетках корня частично перевариваются и внедрившиеся туда гифы. Гриб получает от корня углеродное питание, так как сам, будучи гетеротрофом, не может синтезировать органические вещества. Такая микориза характерна для большинства древесных пород. Ее образуют в основном макромицеты из отдела *Basidiomycota* группы гименомицетов. Это преимущественно шляпочные грибы. В отделе *Ascomycota* экто-эндотрофную микоризу образуют виды рода *Tuber* — трюфель и *Elaphomyces,* вступающие в симбиоз с дубом, буком и др. Для большинства микоризных грибов этот симбиоз обязателен.

К постоянным обитателям почвы относятся многие виды анаморфных грибов, при чем комплексы видов этих микромицетов различаются для разных типов почв, например, пустынных, лесных, почвах под производственными посевами различных сельскохозяйственных культур и т.п.

К почвенным грибам относят часть группы **хищных** грибов, которая объединяет грибы, улавливающие с помощью специальных приспособлений (ловчие кольца, клейкие головки и сети и т.п.) нематод, коловраток, простейших и, даже иногда, мелких насекомых. К этой группе относятся анаморфные грибы гифомицеты, а также представители зигомицетов (зоопаговые), оомицетов и хитридиомицетов.

Водные грибы. Большая по объему группа грибов, связанная в своих местообитаниях с водой. Среди них виды-сапротрофы, живущие на растительных остатках, попавших в водную среду, паразиты водных животных, водорослей, высших водных растений. Причем водные грибы известны как в пресных, так и морских водоемах. К водным грибам относятся, например, сапролегниевые грибы, а также грибы из многих таксономических групп.

Грибы — **эпифиты** это группа грибов, обитающая на поверхности различных органов растений — ветвях, стеблях и т.д.

Грибы **филлопланы** составляют группу различных видов, обитающих на поверхности листьев растений. Среди них наиболее часты сапротрофные виды, питающиеся выделениями растений, например, различные группы дрожжей.

Широко распространена группа грибов **паразитов** растений. По характеру развития на растениях паразитные грибы, относящиеся к разным таксонам, можно отнести к различным трофическим группам микроорганизмов, выделенным еще в 19-м веке французским ботаником А. Де Бари (цит. по Дьяков и др. 2001).

Облигатные (обязательные) сапротрофы — грибы, питающиеся мертвыми растительными остатками или почвенным гумусом и не способные развиваться на растениях.

Факультативные паразиты — грибы, ведущие сапротрофный образ жизни, но способные поражать ослабленные растения или их части.

Факультативные сапротрофы — грибы, способные продолжать вегетативный рост и размножение на растительных остатках после гибели растения-хозяина.

Облигатные паразиты — грибы, способные питаться только питательными продуктами клеток живого растения, и после его гибели переходящие в стадию покоя или погибающие. Изучение паразитных грибов и их взаимодействием с растением является предметом фитопатологии — науки о болезнях растений.

Большую группу грибов — обитателей леса представляют **ксилотрофы**. Сюда относятся виды грибов, обладающие комплексом ферментов, благодаря которым они могут разлагать древесину. Среди ксилотрофов есть **ксилосапротрофы**, развивающиеся преимущественно на мертвой древесине и **ксилопаразиты**, паразитирующие на живых деревьях и кустарниках. К специализированным в отношении различных субстратов группам относятся **копрофильные** грибы, обитающие на навозе травоядных животных, **микофильные** грибы, живущие на плодовых телах и мицелии других грибов, **карбофильные** грибы, встречающиеся на обугленной древесине и кострищах и др.

Все перечисленные эколого-трофические группы грибов представлены, как правило, видами из различных таксономических групп. Некоторые особенности экологии отдельных видов грибов представлены в соответствующих разделах, посвященных описанию отдельных таксономических групп.

Считается, что сапротрофный способ питания первичен для грибов, а паразитизм представляет собой один из путей специализации, как к субстрату, так и способу питания. Это прослеживается при рассмотрении эволюции паразитизма грибов от факультативных паразитов, у которых паразитизм в известной степени случаен, до обязательных или облигатных паразитов (биотрофов), для которых питание за счет хозяина обязательно. Во многих работах обсуждается коэволюция грибов-биотрофов и их растений-хозяев (Каратыгин, 1993).

Факультативные паразиты способны обычно развиваться как сапротрофы в почве или на поверхности листьев растений, но переходить к паразитизму на ослабленных растениях, вызывая корневые гнили или некоторые пятнистости листьев.

Факультативные сапротрофы, наоборот, обычно развиваются как паразиты, но в определенных условиях или на определенной стадии развития, существуют как сапротрофы. Например, многие сумчатые грибы на растениях паразитируют в вегетативной стадии (мицелий) и стадии бесполого (конидиального) спороношения. При этом сумчатая — половая стадия всегда формируется в сапротрофных условиях на отмерших листьях или стеблях растений.

Настоящие или облигатные паразиты в природе развиваются только на живых растениях, Это, например, настоящие мучнисторосяные грибы из класса аскомицетов, или ржавчинные из класса базидиомицетов.

Процесс формирования новых эколого-трофических групп грибов продолжается и в настоящее время. Возникающие в процессе деятельности человека новые материалы (стекло, пластмассы, бумага, различные, сложные по составу промышленные материалы, нефтепродукты и т. д.), приводят к тому, что грибы адаптируются к этим специфических субстратам, осваивают их и, таким образом, формируют новые эколого-трофические группы. При этом наносится значительный ущерб изготовленным из этих материалов изделиям. Например, разрушение специальных стекол оптических приборов, особенно в тропических странах, разрушение бумаги и порча книг от плесневения при нарушении режима их хранения, повреждение произведений искусства и т.д. Даже металлы оказались доступны некоторым грибам, которые вызывают у них биокоррозию. Разнообразие эколого-трофических групп грибов свидетельствует об их большой роли в природе и деятельности человека.

Значение грибов

Грибы играют огромную роль в природе и жизни человека. Их основная функция в природных биоценозах — разложение органических веществ в основном растительного происхождения. Они — важнейшие редуценты в любом биогеоценозе.

Велика роль микоризных грибов, находящихся в симбиозе с высшими растениями, древесными и травянистыми. Микориза очень широко распространена в природе. Практически все высшие растения, за исключением водных, имеют микоризу. Среди грибов много опаснейших паразитов растений, в том числе сельскохозяйственных и они наносят значительный ущерб урожаю различных сельскохозяйственных культур, особенно при их массовом развитии, когда возникают так называемые эпифитотии (аналогичные эпидемиям среди людей и эпизоотиям среди животных). Есть среди грибов возбудители болезней человека и животных. Велика роль грибов как биодеструкторов различных материалов и изделий. Они наносят большой вред, повреждая не только изделия из дерева, ткани, кожи, бумаги, но даже стекло и металлические конструкции.

С другой стороны, съедобные грибы являются значительным пополнением пищевых продуктов, особенно пищевого белка, дефицит которого сейчас испытывается практически во всех странах мира. В этом плане очень перспективно искусственное выращивание съедобных грибов с помощью различных биотехнологических процессов, причем не только их плодовых тел, но и накопление биомассы мицелия, по своим качествам практически не уступающего плодовым телам.

Наконец, велико значение грибов для получения лекарственных препаратов, например, антибиотиков, и других биологически активных веществ (ферменты, органические кислоты и т.д.).

Удачную схему, отражающую положительное и отрицательное значение грибов и грибоподобных организмов для человека приводят авторы известного учебника по микологии Алексопулос и др. (Alexopoulos et. al., 1996) (рис. 186). Подробный материал о значении грибов изложен при описании отдельных групп.

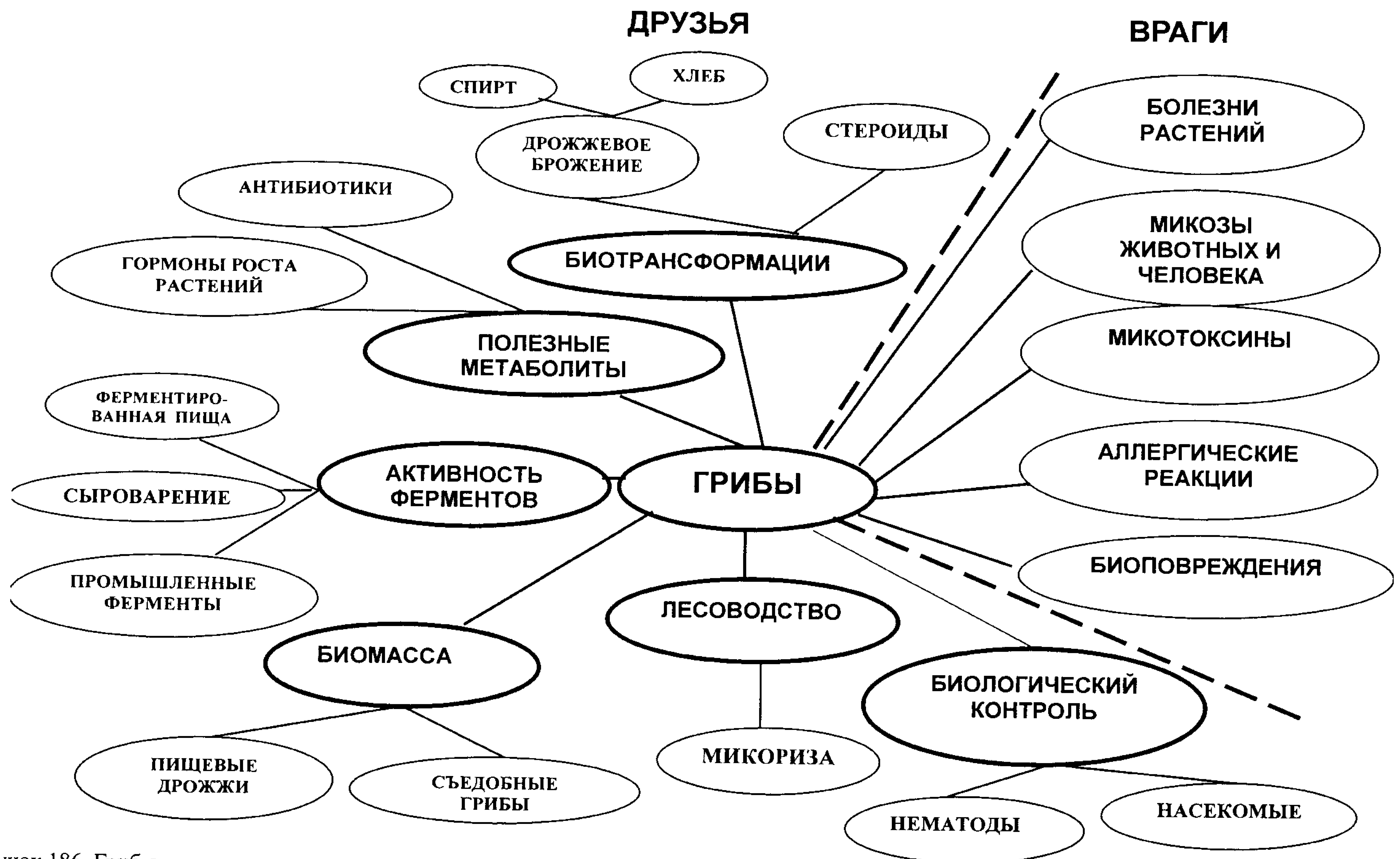


Рисунок 186. Грибы — друзья и враги человека.

Ретроспектива взглядов и гипотез об объёме, происхождении и эволюции грибов и грибоподобных организмов в конце XX – начале XXI века

На протяжении XX века до начала 1980-х гг. доминировала “флагеллятная” гипотеза происхождения грибов от различных групп первично бесцветных жгутиковых *Flagellatae* (Курсанов, 1940; Sparrow, 1948, 1960; Gaumann, 1952, 1964; Moreua, 1953; Головин, 1964; Гарибова, 1974, 1975, 1980; Маргелис, 1983; и др.).

При таком подходе наиболее таксономически значимым признаком становилось строение подвижных стадий (зооспор, гамет). У грибов, без учета группы миксомицетов, выделяли три эволюционные линии: одножгутиковые с задним гладким бичевидным жгутиком (класс *Chytridiomycetes*); двужгутиковые — с двумя гетероконтными и гетероморфными жгутиками: гладким, направленным назад, и перистым, направленным вперед (класс *Oomycetes*), и безжгутиковые. По жизненным формам и по строению единственного переднего перистого жгутика к двужгутиковым близко примыкал класс *Hyphochytridiomycetes*. Отсутствие у представителей этого класса второго (гладкого, направленного назад) жгутика рассматривалось как потеря в ходе эволюции, тем более что виды этой группы достаточно примитивны в плане строения вегетативного тела — одноклеточные, в основном холокарпические, внутриклеточные (эндобиотические) паразиты водных организмов: некоторых грибов, водорослей и беспозвоночных. Они рассматривались как уклонившаяся тупиковая ветвь двужгутиковых грибов.

Предполагалось, что эволюция грибов шла в направлении выхода на сушу, потери подвижных стадий и возникновения различных приспособлений к жизни на суше. Поэтому третья группа, включавшая все грибы, не имеющие подвижных стадий, рассматривалась как эволюционно прогрессивная (продвинутая), связанная по происхождению с одной из первых групп (в основном с одножгутиковыми, класс *Chytridiomycetes*). Эта третья группа включала четыре класса: *Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes* и *Deuteromycetes* (анаморфные грибы).

Вторым таксономически значимым признаком, с учетом осмотрофного способа питания грибов, является состав и строение их клеточной стенки. Грибы, не имеющие подвижных стадий, и хитридиомицеты с одним задним гладким жгутиком в качестве основного структурного компонента клеточной стенки содержат микохитин в сочетании с β–глюканом, а у зигомицетов — с хитозаном. Этот признак — наличие общего компонента — объединяет их в один эволюционный ствол — отдел *Eumycota*. Грибы, имеющие передний перистый жгутик, — оомицеты и гифохитридиомицеты в качестве основного компонента клеточной стенки содержат целлюлозу. Это сразу отделяет их от основного эволюционного ствола одножгутиковых — неподвижных грибов и позволяет выделить в самостоятельный отдел — *Oomycota* (табл. 2).

Анализ биохимических признаков, таких, в частности, как синтез некоторых аминокислот, показал, что синтез одной из важнейших аминокислот — лизина у оомицетов и гифохитридиомицетов идёт через диаминопимелиновую кислоту, что характерно для растений. У остальных грибов — одножгутиковых и неподвижных (пять классов) синтез лизина идет через α–аминоадипиновую кислоту, что свойственно еще только животным и эвгленовым. Оомицеты и гифохитридиомицеты отличаются от остальных грибов по типу организации ферментов синтеза триптофана и молекулярной структуре рибосомальной РНК, а также по ряду ультраструктурных особенностей.

Для *Eumycota* характерны пластинчатая структура крист митохондрий, митоз без центриолей (нецентрический митоз) — за исключением *Chytridiomycota*, отсутствие типичных диктиосом.

Для *Oomycota* известны трубчатая структура крист митохондрий, митоз с центриолями (центрический митоз), типичные диктиосомы.

Таким образом, у грибов на основе этих таксономически значимых признаков определились два эволюционных ствола, которые были организованы в два отдела: *Oomycota* с двумя классами и *Eumycota* с пятью классами. Соответственно царство грибов включало два отдела (Olive, 1975) или, при включении в него миксомицетов, — три (Гарибова, 1980) (табл.1). Близко к этим системам примыкала система X. Крайзеля (Kreisel, 1988), в которой в ранге самостоятельных отделов выделялись хитридиомицеты — отдел *Chytridiomycota* и группа грибоподобных лабиринтуломицетов — отдел *Labyrinthulomycota*.

Таким образом, комплекс проанализированных признаков достаточно убедительно разводил царство грибов на три эволюционных ствола, три отдела (*Myxomycota, Eumycota* и *Oomycota*), что было близко системам Олайва (1975) и "Словаря грибов" (1983).

Параллельно с этим существовала гипотеза происхождения грибов или их отдельных групп (в основном оомицетов) от различных групп водорослей (Bessy, 1950; Kohlmeyer, 1975, 1979; Demoulin, 1974; Chadefaud, 1979; Зерова, 1981 и др.). Но эта гипотеза имела относительно мало сторонников и в эти годы не оказала большого влияния на формирование общей системы грибов.

В 80-е годы XX века гипотезы о происхождении грибов, их эволюции и филогенетических связях подверглись кардинальному пересмотру, что отразилось в первую очередь на понимании объема царства грибов в целом и таксонов высокого ранга — отделов и классов.

Особенностью современного этапа формирования взглядов на систему и филогенез грибов является интенсивное использование методов молекулярной биологии, позволяющих сравнивать генотипы изучаемых объектов и проводить филогенетический анализ.

В качестве критерия близости (родства) организмов берется степень сходства в первичной структуре 16/18S рибосомальной РНК (сравнение нуклеотидных последовательностей). В результате анализа нуклеотидных последовательностей рРНК и на основе уже перечисленных выше морфо–биохимических признаков из царства грибов была выведена часть жгутиковых грибов — оомицеты и гифохитридиомицеты, при этом хитридиомицеты сохранили свое положение в царстве грибов.

В последние десятилетия был существенно пересмотрен взгляд на систему живого мира в целом, что не могло не отразиться на объёме царства грибов. Главная особенность последних систем живого мира — многоцарственность. Большое распространение получила система Р. Уиттэкера (Whittaker, 1969), с изменениями по Л. Маргелис (1983), в которой все живые организмы распределяются по двум надцарствам и пяти царствам: надцарство *Prokaryota* с царством *Monera* и надцарство *Eukaryota*, включающее четыре царства.

В царство *Protoctista* (протоктисты) вошла в виде пяти отделов часть миксомицетов и грибов: *Acrasiomycota, Myxomycota, Plasmodiophoromycota, Chytridiomycota, Oomycota*. Таким образом, наряду с амёбами, динофлагеллятами, золотистыми водорослями, зоофлагеллятами, криптомонадами и другими организмами в царство протоктистов попадают из традиционных "грибов" *Myxomycota* и два отдела грибов — *Chytridiomycota* и *Oomycota*, имеющие подвижные стадии, но очень далёкие друг от друга по составу клеточной стенки и физиолого-биохимическим признакам.

Царство *Fungi* (собственно грибы) по этой системе включает все неподвижные грибы и лишайники и состоит из пяти самостоятельных отделов: *Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota,* анаморфные грибы, *Mycophycophyta* (лишайники).

Остальные два царства эукариот — это *Animalia* (животные) и *Plantae* (растения).

Тенденция многоцарственности живого мира продолжает развиваться и в предложенной Т. Кавалье-Смитом (Cavalier-Smith, 1987, 1995) системе эукариот, которая включает уже семь царств: *Protozoa, Chromista, Plantae, Cryptista* (криптомонады), *Animalia, Fungi, Archezoa.*

Согласно этой системе организмы, традиционно называемые "грибами", попадают в два царства, как и в системах Уиттэкера (Whittaker, 1969) и Барра (Barr, 1992): в *Fungi* (все неподвижные грибы) и в царство *Chromista*, или *Heterocontae*, где, вместе с диатомовыми и желтозелеными водорослями, оказываются все грибы, имеющие подвижные стадии, или "псевдогрибы" (Cavalier-Smith, 1987). Миксомицеты помещаются в царство *Protozoa*, или *Mixobiontes* (Кусакин, Дроздов, 1998).

Необходимо упомянуть о существенных преобразованиях, которые внес в систему царства грибов (*Fungi*) Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1998), и которые нашли отражение в ряде систем грибов. Кавалье-Смит разделил все царство грибов на два подцарства — Subkingdom. Подцарство *Eomycota* с двумя отделами: *Archemycota* (включает семь классов, в том числе *Chytridiomycetes* и *Zygomycetes*) и *Microsporidia*[1] (два класса). Второе подцарство — *Neomycota* с отделами *Ascomycota* (семь классов) и *Basidiomycota* (четыре класса).

Из анализа этих систем следует, что из царства грибов в настоящее время однозначно исключаются миксомицеты, оомицеты и гифохитридиомицеты. Спорным остается положение хитридиомицетов, которые то включаются в царство грибов (Kreisel, 1988; Cavalier-Smith, 1991, 1995; Barr, 1992; Dictionary of

[1] Облигатные внутриклеточные паразиты животных. У вегетативных особей отсутствуют клеточная стенка, митохондрии и пероксисомы. Споры имеют хитин в клеточной оболочке и полярную трубочку, через которую спороплазма выходит и внедряется в новую клетку хозяина. В девятом издании "The Dictionary of the Fungi"(2001) помещены в ранге отдела в царство Protozoa.

the Fungi, 1995), то исключаются из него (Whittaker, 1969; Margulis, 1983). Таким образом, объём царства *Fungi*, или *Mycota*, в настоящее время включает четыре отдела: *Ascomycota, Basidiomycota, Chytridiomycota* и *Zygomycota*. *Oomycota* и *Hyphochytridiomycota* помещены в царство *Chromista*, или *Stramenopila*, а *Myxomycota* — в царство *Protozoa*. Эта система наиболее полно отражает обобщённые на данный момент сведения о строении и биохимических особенностях грибов и грибоподобных организмов (табл.4). Она представлена в последнем издании "Словаря грибов" ("Dictionary of the Fungi", 2001) и на уровне царств и отделов принята в настоящем издании (табл. 3).

В настоящем издании лихенизированные симбиотрофные грибы, среди которых более 90% составляют сумчатые (аскомикота), выделены для удобства описания их морфологии и биологии в самостоятельную группу — Лишайники. С этой же целью отдельно выделена группа несовершенных, анаморфных, или митотических грибов, также, в основном, связанная с сумчатыми грибами, бесполые (конидиальные) стадии которых они представляют при потере полового процесса и сумчатой стадии. В современных системах рекомендуется при наличии достаточного числа обоснованных таксономических признаков распределять анаморфные грибы среди классов и порядков соответствующих групп — в основном в отделах сумчатых и базидиальных.

Кроме флагеллятной гипотезы происхождения грибов, которая вписывается в обсуждённую концепцию, существуют и другие гипотезы. Противоположную флагеллятной гипотезе концепцию предложил Кавалье-Смит в 1981 году (цит. по И. Каратыгину, 1993). По его мнению, наиболее примитивная первичная эукариотическая клетка была аэробной дрожжеподобной клеткой, лишенной жгутиков и центриолей, имевшей абсорбционный гетеротрофный способ питания. Такая клетка предположительно произошла от гипотетической аэробной почкующейся пурпурной бактерии (*Uralga*). В соответствии с этой гипотезой правомерно выделить в царство *Fungi* только неподвижные грибы, как в системах Уиттэкера и Маргелис. Эта гипотеза достаточно близко примыкает к гипотезе происхождения грибов от прокариот, рассматривающей грибную клетку как наиболее примитивную эукариотическую клетку вообще (Васильев, 1985). Однако при таких подходах выпадает большая группа хитридиомицетов, имеющих подвижные стадии и близких по строению клетки к эумицетам (настоящим грибам), а оомицеты остаются за рамками обсуждения.

Таким образом, на данном этапе наиболее аргументированной остаётся флагеллятная гипотеза, позволяющая выстраивать филогенетическое древо настоящих грибов (*Mycota*) от одножгутиковых флагеллят через хитридиомицеты к неподвижным грибам. Это нашло отражение в системе последнего издания "Словаря грибов" ("Dictionary of the Fungi", 2001), согласно которой организмы, в старом понимании называемые грибами, распределены между тремя царствами живого мира (табл.3).

Литература

Азбукина З.М. 1974. Ржавчинные грибы Дальнего Востока. М.: Наука. 528 с.

Азбукина З.М. 1999. Состояние исследований и проблемы классификации грибов порядка *Uredinales* // Микол. и фитопатол. Т. 33. Вып. 1. С. 3–8.

Азбукина З.М., Каратыгин И.В. 1995. Определитель грибов России. Порядок Головневые (Семейство Тиллециевые). Вып. 2. СПб.: Наука. 262 с.

Бондарцева М.А. 1998. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука. 391 с.

Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. 1986. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука. 191 с.

Васильев А.Е. 1985. О примитивных чертах организации грибной клетки и происхождении эукариот // Бот. журн. № 9. С. 1145–1156.

Великанов Л.Л., Сидорова И.И., Успенская Г.Д. 1980. Полевая практика по экологии грибов и лишайников. М.: МГУ. 111 с.

Гарибова Л.В. 1974. Современные представления о филогенезе и систематике низших грибов // Проблемы филогении низших растений. М.: МГУ. С. 46–51.

Гарибова Л.В. 1975. Обзор современной системы грибов. Происхождение и место грибов в органическом мире // Микол. и фитопат. Т. 9. Вып. 2. С. 164–170.

Гарибова Л.В. 1980. Происхождение и эволюция грибов // Микол. и фитопат. Т.14. Вып. 2. С. 166–168.

Гарибова Л.В. 1999. Обзор и анализ современных систем грибов. Петрозаводск. Карельский НЦ РАН. 28 с.

Гарибова Л.В., Сидорова И.И. 1997. Энциклопедия природы России. Грибы. М.: ABF. 350 с.

Гоби Х. 1916. Обозрение системы грибов. СПб.

Головин П.Н. 1964. Принципы систематики низших грибов // Труды ВИЗР. Вып. 23. С. 167–174.

Голубева О. Г. 1995. Определитель грибов России. Класс Хитридиомицеты. Вып. 1. СПб.: Мир и семья. 166 с.

Горбунова Н.П., Клюшникова Е.С., Комарницкий Н.А., Левкина Л.М., Сизова Т.П., Успенская Г.Д., Цешинская Н.И., Чиннов Е.А. 1976. Малый практикум по низшим растениям. 2-е изд. М.: Высшая школа. 216 с.

Дьяков Ю.Т. 2000. Введение в альгологию и микологию. М.:Из-во МГУ. 190 с.

Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. 2001. Общая и молекулярная фитопатология. М.: Общ-во фитопатологов. 301 с.

Зеров Д.К. 1972. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев. 315 с.

Зерова М.Я., Паламарь-Мордвинцева Г.М. 1981. Новые интерпретации систематического положения Оомицетов // Филогения низших растений. М. С. 31–43.

Каратыгин И.В., Азбукина З.М. 1989. Определитель грибов СССР. Порядок Головневые. Вып. 1. Семейство Устилаговые. Л. 222 с.

Каратыгин И.В. 1993. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоиздат. 116 с.

Каратыгин И.В. 1998. Проблемы макросистематики грибов на современном этапе // Проблемы ботаники на рубеже XX XXI веков. Тез. докл. II (X) съезда РБО. СПб. С.10.

Каратыгин И.В. 1999. Проблемы макросистематики грибов // Микол. и фитопат. Т. 33. Вып. 3. С. 150–163.

Коваленко А.Е. 1989. Определитель грибов СССР. Порядок *Hygrophorales*. Л.: Наука. 174 с.

Красная книга СССР. Т. 2. Растения. 1984. М.: Лесная промышленность. 479 с.

Красная книга РСФСР. Растения. 1988. М.: Росагропромиздат. 590 с.

Кузнецов Е.А. 1996. Траустохитриевый гриб *Japonochytrium marinum* в соленых водоемах на территории бывшего Советского Союза. М. 20 с.

Кузнецов Е.А. 2003. Грибные и грибоподобные организмы морских, солоноватых и пресных водоемов. Учебное пособие. М.120 с.

Курс низших растений. 1981. / Под ред. М.В. Горленко. М.: Высшая школа. 504 с.

Курсанов Л.И. 1940. Микология. М. 480 с.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1994. Филема органического мира. Ч. I. СПб.: Наука. 281 с.

Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1998. Филема органического мира. Ч. II. Прокариоты и низшие евкариоты. СПб.: Наука. 358 с.

Мазин В.В., Проценко Е.П. 1976. Возбудитель килы крестоцветных *Plasmodiophora brassicae* Woron. М. 190 с.

Малый практикум по низшим растениям. 1976. 2-е изд. М.: Высшая школа. 216 с.

Маргелис Л. 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир. 351 с.

Мельник В.А. 1997. Определитель грибов России. Класс Coelomycetes. Вып. 1. СПб. 380 с.
Мюллер Э., Леффлер В. 1995. Микология. М.: Мир. 341 с.
Нездойминого Э.Л. 1996. Определитель грибов России. Порядок Агариковые. Вып. 1. Семейство Паутинниковые. СПб.: Наука. 407 с.
Новожилов Ю.К. 1993. Определитель грибов России. Отдел слизевики. Вып. 1. СПб.: Наука. 288 с.
Пыстина К.А. 1994. Определитель грибов России. Класс Оомицеты. Вып. 1. СПб.: Наука. 184 с.
Программы спецкурсов по микологии, альгологии, лихенологии. 2001. Московский гос. ун-т, Биол. ф-т. Национальн. академия микологии. 55 с.
Сидорова И.И. 2003. Макросистема грибов: методология и изменения последнего десятилетия // Новое в систематике и номенклатуре грибов. М. С.7–70.
Тахтаджан А.Л. 1973. Четыре царства органического мира // Природа. № 2. С. 22–32.
Ainsworth J. and H. Bisby's Dictionary of the Fungi. 1966.
Ainsworth J. and H. Bisby's Dictionary of the Fungi. 1971.
Ainsworth J. and H. Bisby's Dictionary of the Fungi. 1995. 8th ed. by D.L. Hawksworth, P.M. Kirk, B. C. Sutton and D.M. Pegler. Wallingford. U.K.: CAB Internatinal. 616 p.
Ainsworth J. and H. Bisby's Dictionary of the Fungi. 2001. 9th ed. by P.M. Kirk, P.F. Cannon, J.C. David and J.A. Stalpers. CABI Bioscience. 624 p.
Alexopoulos C.J., Mims C.W., Blackwell M. 1996. Introductory Mycology. 4th ed. Jonh Wiley & Sons, Ink. 869 p.
Arx J. A. von. 1984. Fungal Phyla. Sydowia. Vol. 37. N 1. p. 1–5.
Barr D.J.S. 1992. Evolution and Kingdoms of organisms from the perspective of a mycologist. // Mycologia. Vol. 84. No. 1. P. 111.
Berbee M.L., J.W. Taylor. 1992. Two ascomycetes classes based on fruitingbody characters and ribosomal DNA sequence // Mol. Biol. Evol. Vol. 9. P. 278–284.
Bessey E. 1950. Morphology and taxonomy of fungi. Philadelphia. 792 p.
Cavalier-Smith T. 1987. The origin of Fungi and Pseudofungi // Evolutionary Biology of Fungi. Cambridge. P. 339–353.
Cavalier-Smith T. 1991. Archamoebae: the ancestral eukaryotes? // BioSystems. Vol. 25. P. 25–38.
Cavalier-Smith T. 1995. Zooflagellata phylogeny and classification // Cytology. Vol. 37. P. 1010–1029.
Cavalier-Smith T. 1998. A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. Vol. 73. No. 3. P. 203–266.
Chadefaud M. 1979. L'origine algale de Plantes superienres // Bull. Soc. bot. France. T. 126. No. 3. P. 337–347.
Demoulin V. 1974. The origin of ascomycetes and basidiomycetes the case for a red algal ancestry // The Bot. Rev. Vol. 40. No. 3. P. 315–346.
Edwards P.E. 1976. A classification of plants into higher taxa based on cytological and biochemical criteria // Taxon. Vol. 25. No. 4. P. 529–542.
Eriksson O.E., Hawksworth D.L. 1993. Outline of the *Ascomycetes* // Syst. Ascomycetes. No. 13. P. 15–257.
Eriksson O.E., Winka K. 1997. Supraoadinal taxa of *Ascomycota*// Myconet. Vol. 1. No. 1. P. 1–16. http: //www. elbot.umu.se/pmg/outline/html
Eriksson O.E., Winka K/ 1998. Families and higher taxa of *Ascomycota* // Myconet. Vol. 1. No. 2. P. 17–24. http://www.ekbot.umu.se/pmg/outline.html
Eriksson O.E. (Webed.) Baral H.O., Currah R.S., Hansen K., Kurtzman C.P., Rambold G., Laessol T. 2001. Outline of Ascomycota // http //www.umu.se/myconet/curr/outline.01.html
Gäumann E. 1952. The fungi. N.Y., London. 420 p.
Gäumann E.A. 1964. Die Pilze. 2 Aufl. Basel Stuttgart. 542 S.
International Code of Botanical Nomenclature (Tokyo Code). 1994. ... p.
Kandler O. 1994. The early diversification of life // Early life on Earth Nobel Symposium 84. Columbia. U.P.N.Y. P. 152–160.
Kohlmeyer J. 1975. New clues to possible origin of *Ascomycetes* // BioScience. Vol. 25. No. 2. P. 86–93.
Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. 1979. Marine mycology. N.Y. 690 p.
Kreisel H. 1969. Grundziige eines naturlichen Systems der Pilze. Jena. 324 S.
Kreisel H. 1988. Abstammung und systematische Einordnung der Pilze // Biol. Rundsch. Bd. 26. H. 2. S. 65–77.
Margulis L. 1981. Symbiosis in cell evolution. San Francisco. 415 p.
Margulis L., Schwartz K. 1982. Five Kingdoms. San Francisco. 400 p.
Moreau F. 1953. Les champignons. T. 2. Systematique. Paris. P. 1941–2120.
Nishida H., J. Suguyama. 1994. Archiascomycetes: Detection of a major new lineage within the Ascomycota // Mycoscience. No. 35. P. 361–366.
Noland L.E., Margoliash E. 1968. Comparative aspects of primari structures of proteins // Ann. Rev. Biochem. Vol. 24. P. 311–325.

Olive L.S. 1975. The Mycetozoans. N.Y.: Acad. Press. 360 p.

Patterson D.J. 1989. Stramenopiles: chromophytes from a protistan perspective // Green J.C., Leadbeater B.S.C. and Diver W.L. (ed.). The chromophyte algae problems and perspectives. Oxford. P. 357–379.

Petersen J.H. 2001. Modern overview of *Basidiomycota* //(Web pade) 2001. http://www.biology.aau.dk/Kursus/myco.../SystematicsBasisVamperiget.htm

Petersen J.H. 2002. Overview of the *Ascomycota*. http://www.biology.aau.dk/kursus/mycology/systematics/systematics Asco. html 2002

Sparrow F.K. 1958. Interrelationships and phylogeny of the aquatic *Phycomycetes* // Mycologia. Vol. 50. No. 6. P. 797–813.

Sparrow F.K. 1960. Aquatic *Phycomycetes*. 2 ed. Ann. Arbor. Michigan. 1187 p.

Schuessler A., Schwarzott D., Walker C. 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution // Mycological Research. Vol. 105. No. 12. P. 1413–1421.

Swann E.C. and Taylor J.W. 1995. Phylogenetic perspectives on basidiomycete systematics: evidence from the 18S rRNA gene // Canad. J. Bot. Vol. 73. P. 862–868.

Whittaker R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms // Science. No. 163. P. 150–159.

Whittaker R.H., Margulis L. 1978. Protist classification and the kingdom of organisms // BioSystems. No. 10. P. 318.

Указатель латинских названий

Absidia 56, 57, 60
Achlya 37
Acrasiomycetes 10, 14, 186
Acrasiomycota 10, 13, 14, 186, 194, 203
Agaricus bisporus 22, 29, 111, 112, 121
Agaricus campester 108, 123
Albuginaceae 42
Albugo candida 42
Allomyces 52
Amoebidales 66
Anisolpidium ectocarpi 32
Aphanomyces 37
Aphanomyces cochlioides 37
Aplanes 36, 37
Aplanopsis 36
Aplanopsis terrestris 36
Archaeascomycetes 14, 71, 72
Armillariella mellea 110, 124, 125
Ascolichenes 14
Ascomycetes 7, 8, 10, 11, 14, 45, 71, 75, 154, 201
Ascomycota 4, 9, 10, 13, 14, 45, 68, 70, 72, 74, 76, 78, 80, 82, 84, 86, 88, 90, 92, 94, 96, 98, 154, 196, 197, 203, 204
Ascosphaerales 77
Asellariales 65
Aspergillus 78, 79, 159
Asterophora parasitica 110
Basidiobolus ranarum 63, 64
Basidiolichenes 14
Basidiomycetes 7, 8, 10, 11, 14, 29, 45, 104, 105, 106, 117, 147, 154, 201
Basidiomycota 9, 10, 13, 14, 29, 45, 68, 100, 102, 104, 105, 106, 108, 110, 112, 114, 116, 118, 120, 122, 124, 126, 128, 130, 132, 135, 137, 139, 141, 143, 145, 147, 149, 151, 153, 154, 197, 203, 204
Blastocladia 50, 52
Blastocladiales 43, 46, 50, 51, 52
Blumeria graminis 81
Boletales 113, 121, 123
Boletus 108
Boletus edulis 108, 110, 113, 123
Bryopsis 31
Candida utilis 75
Ceratiomyxomycetes 14, 186, 190
Ceratocystis ulmi 82
Chaetocladium 59, 60
Choiromyces venosus 96
CHROMISTA 10, 13
Chromista 3, 11, 13, 29, 30, 203, 204
Chytridiales 46, 51
Chytridiomycetes 7, 8, 10, 11, 45, 46, 201, 203
Chytridiomycota 9, 10, 13, 16, 43, 44, 45, 46, 47, 49, 51, 53, 202, 203, 204
Claviceps 87
Claviceps purpurea 24, 87, 89
Clavicipitaceae 87
Clavicipitales 78, 87
Coprinus 108, 110
Coprinus comatus 124, 125
Cordiceps 88
Cordiceps militaris 88
Cudonia circinans 92
Cylindrocarpon mali 86
Cylindrosporium hiemale 96, 165
Demathophthora necatrix 85
Diatomeae 44
Dictyosteliomycetes 10, 14, 186
Dictyosteliomycota 9, 10, 13, 14, 186, 193
Dictyuchus 36, 37
Discinaceae 93
Dothideales 97, 98, 183
Dothideomycetes 14, 72, 97
Eccrinales 66
Ectocarpus 32
Elaphomycetales 77
Elsinoe 97
Elsinoe ampelina 98
Elsinoe fawsetii 98
Elsinoe veneta 97
Emericella 78
Emmonsiella capsulata 78
Endocochlus 64
Endogonales 55, 60
Endogone lactiflua 61
Entomophthora muscae 63
Entomophthorales 55, 62
Epichloe 88

Epichloe typhina 88
Eremothecium ashbyi 75
Erysiphaceae 80
Erysiphales 77, 78, 79, 80
Erysiphe 79, 81
Erysiphe graminis 81
Euascomycetes 14, 71, 75
Eumycota 7, 8, 11, 201, 202
Eurotiales 77
Eurotium 78
Eurytemora hirundoides 37
Ficus 82
Flagellatae 6, 10, 201
Flammulina velutipes 112
Fomes fomentarius 108, 110, 118
Fomitopsidaceae 114, 119
FUNGI 10, 13
Fungi 3, 6, 7, 10, 13, 29, 44, 45
Fusarium graminearum 86
Fusicladium dendriticum 98, 161
Fusicladium pirinum 98
Gibberella 86
Gibberella fujikuroi 86
Gibberella saubinettii 86
Gloeosporium venetum 98
Glomerales 61, 109, 196
Graphium ulmi 82, 163
Grifola frondosa 108
Guignardia 98
Guignardia bidwellii 98
Gyromitra 93
Gyromitra esculenta 93, 95
Gyromitra infula 95
Harpella melusinae 65, 66
Harpellales 65
Helotiales 89, 90
Helvella 95
Helvella crispa 95
Helvella lacunosa 95
Helvellaceae 93, 95
Hemiascomycetes 14, 68, 71, 72, 74
Hericiales 114, 120
Hericium coralloides 114
Heterobasidiomycetidae 14, 104, 105, 106, 134
Heterobasidion annosum 110
Heterocontae 11, 29, 203
HETEROCONTAE 13
Homobasidiomycetidae 14, 104, 106
Hyphochytridiales 32
Hyphochytridiomycetes 7, 8, 11, 13, 30, 32, 201
Hyphochytridiomycota 8, 9, 11, 13, 30, 32, 33, 204
Hypocreales 78, 86, 87
Hypoxylon 85
Laboulbeniomycetes 89
Labyrinthula macrocystis 30
Labyrinthulomycetes 10, 13, 30
Labyrinthulomycota 10, 11, 13, 30, 31, 32, 202
Lagenidiales 34, 44
Lagenidium rabenhorstii 44
Lentinus edodes 112
Leotiales 89, 90
Leptolegnia 37
Leptolegnia baltica 37
Leptomitales 34, 42
Leptomitus lacteus 42, 43
Leveillula 79, 80
Leccinum auranticum 113
Lichenes 72, 169
Loculoascomycetes 14, 72, 97
Lophodermium pinastri 95
Marasmius oreades 108
Meruliaceae 114, 117
Microascales 78, 82
Microsphaera 79, 81
Microsphaera alphitoides 81
Monilinia 91, 158
Monilinia fructigena 91, 158
Monoblepharidales 43, 46, 50
Morchella 93
Morchella conica 93, 95
Morchellaceae 93
Mortierella 60
Mucor 55, 56, 57
Mucor pusillus 56
Mucor racemosus 56
Mucorales 55
Multiclavula mucida 184
Mutinus caninus 132
MYCETALIA 13
Mycetalia 6, 10, 44, 45
Mycophycophyta 13, 72, 169, 203
Mycosphaerella 98
Mycosphaerella fragariae 96, 98, 164
Mycosphaerella linorum 98
Mycosphaerellales 98

MYCOTA 13
Mycota 3, 6, 7, 10, 13, 44, 45, 204
Myriangiales 97
Myxogasteromycetes 187
Myxomycetes 10, 14, 186, 187
Nectria cinnabarina 86
Nectria galligena 86
Neocallimastigales 54
Neolectales 72
Neomycota 203
Nidularia 131
Nidulariales 131
Nostoc 170, 171
Oidium 82, 158
Oidium euonymi-japonici 82
Olpidium 46
Olpidium brassicae 46, 48
Olpidium viciae 46, 47, 48
Onygenales 77
Oomycetes 7, 8, 10, 11, 13, 30, 34, 201
Oomycota 7, 8, 9, 10, 11, 13, 30, 32, 34, 35, 37, 39, 41, 43, 44, 201, 202, 203, 204
Ophiostoma 82
Ophiostoma novo-ulmi 82
Ophiostoma ulmi 82, 83, 163
Orchidaceae 196
Ostropales 183
Parmelia 178
Parmelia sulcata 171, 176
Patellariales 183
Paxillaceae 123
Paxillus 123
Peltigera canina 170, 171, 181
Peltigerales 183
Penicillium 78, 79, 158, 159
Penicillium chrysogenum 78, 159
Peridermium 141, 144
Peronospora 38
Peronospora destructor 42
Peronospora pisi 42
Peronospora schachtii 42
Peronospora tabacina 42
Peronosporaceae 41
Peronosporales 34, 38, 39, 42
Pertusariales 183
Peziza (= Aleuria) aurantia 93
Peziza badia 92, 93
Pezizales 89, 93, 96
Phallales 129, 131
Phallus impudicus 132, 133
Phellinus igniarius 110
Pholiota 110
Phoma uvicola 98
Phragmidiaceae 145
Phragmidium 137, 140, 142, 145
Phragmidium rubi-idaei 147
Phycomyces 56, 60
Phycomyces blakesleeanus 54, 56
Phyllactinia 79, 82
Physcia 182
Physcia orbicularis 176
Physcia tenella 176
Physoderma 49
Physoderma maydis 49
Phytophthora 40
Phytophthora infestans 40, 41
Phytophthoraceae 40
Pilobolus 58
Piptocephalis 59
Plantae 203
Plasmodiophora 190
Plasmodiophora brassicae 190, 191, 192
Plasmodiophoromycetes 10, 14, 186, 190
Plasmodiophoromycota 10, 13, 14, 186, 190, 203
Plasmopara 38, 41
Plasmopara helianthi 41
Plasmopara viticola 41
Pleosporales 97, 98
Pleurotus 121
Pleurotus ostreatus 110, 112
Pleurotus pulmonarious 112
Pneumocystidales 72
Podosphaera 79, 80, 82
Polyphagus 48
Polyphagus euglenae 48, 49
Polyporaceae 114, 118
Polyporales 114
Poriaceae 118
Poriales 114
Prokaryota 203
Protoctista 185, 203
Protomycetales 72
Protosteliomycetes 10, 14, 186, 190
PROTOZOA 10, 14
Protozoa 5, 7, 11, 13, 14, 185, 203, 204

Pseudocolus fusiformis 132
Puccinia 137, 140, 143, 144, 145
Puccinia coronata 147
Puccinia coronifera 143, 145
Puccinia graminis 136, 137, 138, 139, 140, 142, 143, 145, 146
Puccinia graminis f. sp. avenae 146
Puccinia graminis f. sp. secalis 146
Puccinia graminis f. sp. tritici 146
Puccinia helianthi 145, 147
Puccinia recondita 145
Puccinia striiformis 138, 147
Puccinia triticina 145, 146
Pucciniaceae 142, 145
Pyrenulales 183
Pyronema omphaloides 68, 69
Pythiaceae 39
Pythium 39
Pythium debaryanum 39
Pythium irregulare 40
Ramaria 116
Ramaria flava 116, 117
Ramariaceae 114, 116
Ramariales 117
Rhipidium 43
Rhizidiomyces apophysatus 32, 33
Rhizocarpon geographicum 181
Rhizoctonia 167, 196
Rhizoctonia crocorum 134
Rhizophydium 48
Rhizophydium pollinus-pini 48
Rhizopus 56
Rhizopus nigricans 56
Rhododendron 154
Rhodosporidium 151
Rhytisma acerinum 94, 95
Rhytismatales 89, 95
Roccella fusiformis 178
Roccella tinctoria 185
Roestelia 141, 144
Rosellinia necatrix 85
Russula 113, 121, 127
Russula vesca 127
Saccharomyces 75
Saccharomyces cerevisiae 74, 75
Saccharomycetaceae 74
Saccharomycetales 69, 74
Saprolegnia 34, 35
Saprolegniaceae 34
Saprolegniales 34
Saxifraga 154
Schizosaccharomycetales 72
Schizosaccharomycetes 10, 45, 72, 74
Scleroderma 130
Scleroderma aurantium 130
Sclerodermatales 130
Sclerotinia 91
Sclerotinia (Whetzelinia) sclerotiorum 92, 93
Sclerotinia graminearum 92
Sclerotinia trifoliorum 92
Septobasidiales 135
Septoria 166
Septoria linorun 98
Serpula lacrymans 117, 119
Sommerstorffia 37
Sommerstorffia spinosa 36
Sordaria fumicola 84, 85
Sordariales 78, 84
Sorosporium 151
Sorosporium reilianum 151
Sparassidaceae 114, 116
Sparassis 117
Sparassis crispa 116, 117
Spatularia flavida 92
Spermophthoraceae 75
Sphacelotheca 151
Sphacelotheca (Ustilago) panici-miliacei 152
Sphacelotheca (Ustilago) panici-miliacei 149, 151
Sphaerotheca 79, 81
Sphaerotheca mors-uvae 81
Spongospora solani 191, 193
Stemonites 189
Stereocaulon 173
Stramenopila 3, 13, 29, 30, 204
Suillaceae 123
Suillis 123
Suillus grevillei 110
Synchytrium 48
Synchytrium endobioticum 48
Taphrina 72
Taphrina cerasi 72
Taphrina deformans 72
Taphrina pruni 72
Taphrinales 72
Taphrinomycetes 10, 45, 71, 72

Teliomycetes 45, 105, 106, 135
Teloschistales 180, 183
Thamnidium 59
Thelephora 184
Thelephora terretris 114
Thelephorales 114
Thraustochytridiomycetes 13, 30, 31
Thraustochytrium proliferum 31
Tilletaria 151
Tilletia 149, 151
Tilletia caries 152
Tilletia controversa 149, 152
Tilletia foetida 152
Tilletia secalis 152
Tilletia tritici 148, 149, 152
Tilletiaceae 151
Trebouxia 170
Tremella faginea 134
Tremellales 134
Trentepohlia 170
Trichia 189
Tricholoma 124
Tricholomataceae 124
Trichomycetes 10, 14, 45, 55, 65
Tuber 197
Tuber aestivum 96
Tuber brumale 96
Tuberaceae 96
Tuberales 89, 96
Tulasnellales 134
Uncinula 79, 82
Uncinula necator 158
Uncinula necatrix 82
Uncinula salicis 82
Uralga 204
Uredinales 106, 135, 140, 145
Urediniomycetes 10, 14, 45, 104, 105, 106, 135
Urocystis 151
Urocystis cepulae 152
Urocystis occulta 149, 152
Urocystis tritici 152
Uromyces 140, 145, 146
Uromyces betae 145
Uromyces pisi 145, 147
Uromyces striatus 147
Usnea 173, 174, 175, 178
Usnea longissima 172, 173, 181
Ustilaginaceae 151
Ustilaginales 106, 147, 148
Ustilaginomycetes 10, 14, 45, 104, 105, 106, 147, 151
Ustilago 148, 149, 151
Ustilago avenae 149, 152
Ustilago hordei 149, 152
Ustilago levis 152
Ustilago maydis 148, 150
Ustilago nigra 149, 152
Ustilago nuda 148, 152
Ustilago tritici 149, 152
Ustilago zeae 151
Ustomycetes 45, 105, 106, 147
Venturia 98
Venturia inaequalis 98, 99, 161
Venturia pirina 98
Verrucariales 183
Vicia unijuga 46
Whetzelinia 91
Xanthoria 174, 178, 180, 182
Xanthoria parietina 169, 170, 171, 175, 179, 181
Xylaria 84, 85
Xylariales 78, 85
Zoopagales 55, 64
Zoopage 64, 65
Zostera marina 30
Zygnematales 44
Zygomycetes 7, 8, 10, 11, 13, 45, 55, 65, 109, 201, 203

Указатель терминов

автоспора 170
альгальный слой 174, 175
АМ-грибы 61, 196
амебоид 46, 48, 185
анаморфа 54, 55, 72, 78, 155
анастомоз 19
ангиокарпное плодовое тело 127
антеридий 26, 27, 34, 36, 38, 39, 41, 42, 43, 52, 53, 68, 69, 81, 89
апотеций 76, 77, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 169, 170, 171, 176, 180, 182
аппарат Гольджи 22, 23
аппрессорий 17, 20, 62, 80, 177
арбускула 62, 196, 197
арбускулярная микориза 61, 196
архикарп 69
аск 27, 68
аскогенная гифа 27, 68, 69, 70, 74, 75, 81, 97, 101
аскогон 26, 68, 69, 70, 81
аскокарп 76
аском 76, 78, 80
аскоспора 27, 68, 70, 72, 74, 75, 76, 77, 78, 82, 83, 85, 87, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 96, 98, 102, 176, 177
аскострома 72, 97, 98
базидиола 102, 103, 118
базидиома 102, 105, 106, 111, 113, 118, 119, 120, 125, 127
базидиоспора 27, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 118, 121, 127, 129, 130, 131, 134, 135, 137, 140, 149, 150, 151, 152, 153
базидия 27, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 118, 120, 127, 129, 134, 135, 139, 140, 145, 147, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 185
баллистоспора 102, 105, 106
бесполое размножение 8, 11, 24, 25, 34, 37, 38, 46, 48, 52, 54, 55, 62, 65, 66, 67, 170, 188
биотроф 198
биполярный гетероталлизм 27
вегетативное размножение 24, 25, 170, 175
ведьмино кольцо 106, 108
везикула 23
верхняя кора 174, 175
водные грибы 16, 24, 32, 34, 38, 39, 44, 46, 53
водные лишайники 182
воздушный мицелий 16, 34, 35, 54
вольва 123
воротничок 56, 57
гаметангиогамия 26, 61
гаметогамия 26
гаустория 17, 20, 39, 41, 42, 65, 135, 148, 177
гемиангиокарпное плодовое тело 121
гетеробазидия 104, 105, 106, 134
гетерогамия 26, 46, 52
гетерокариоз 28
гетеромерный таллом 174, 175
гетероталличный вид 27, 36, 55, 101
гетероэцичный вид 137
гимений 102, 103, 104, 107, 108, 113, 118, 121, 123, 129, 134, 184
гименофор 103, 104, 106, 107, 108, 113, 114, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 123, 125
гимнокарпное плодовое тело 121
гипобазидия 105, 106, 134, 135
гифа 14, 15, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 27, 35, 36, 37, 39, 40, 41, 42, 52, 55, 56, 59, 60, 61, 63, 64, 65, 68, 69, 70, 72, 74, 75, 76, 81, 88, 89, 95, 97, 101, 105, 106, 107, 109, 121, 126, 127, 129, 137, 138, 139, 151, 152, 153, 154, 158, 163, 169, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 179, 183, 196, 197
глеба 128, 129, 130, 131, 132, 133
глюкан 8, 9, 12, 13, 21, 22, 29, 34, 44, 46, 54, 68, 100, 201
гомеомерный таллом 173, 174
гомоталличный вид 27, 36, 55, 69, 101
гомоэцичный вид 137
гомф 172
грибы филлопланы 198
диаминопимелиновая кислота 8, 10, 13, 34, 202
дикарион 25, 26, 27, 69, 70, 74, 81, 101, 139, 149
дикариотичный мицелий 25, 74, 100, 101, 102, 104
диктиосома 10, 11, 13, 22, 23, 202

дипланетизм 34
долипоровая септа 106
долипоровая септа 16, 100, 105, 106, 152
зародышевый спорангий 26, 55
зигогамия 26, 54, 61, 65
зигоспора 26, 54, 55, 57, 64
зооспора 7, 8, 10, 11, 22, 23, 24, 25, 30, 31, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 44, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 170, 186, 187, 188, 191, 201
зооспорангий 24, 31, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 42, 43, 46, 47, 48, 49, 50, 52, 53
изидий 175, 176, 177
изогамия 26, 46, 52
интраматрикальный таллом 32
капиллиций 128, 129, 130, 131, 187, 189
карбофил 110
карбофильные грибы 198
кариогамия 25, 27, 32, 46, 49, 106, 147
клейстотеций 76, 77, 78, 80, 97
клеточный мицелий 13, 14, 15, 45, 54, 61, 68, 74, 100, 155, 196
конидиенос 156
конидиеносец 25, 40, 41, 42, 60, 62, 63, 64, 66, 67, 69, 77, 82, 86, 87, 158, 159, 161, 162, 163, 164, 165
конидия 25, 34, 39, 40, 41, 42, 54, 55, 59, 60, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 77, 80, 81, 82, 86, 87, 99, 91, 105, 134, 153, 155, 156, 158, 159, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 196
копротроф 59, 110
копротрофный вид 59, 84
копрофильные грибы 55, 58, 198
корковый таллом 170
ксилопаразит 110, 198
ксилосапротроф 110, 198
ксилотроф 105, 106, 110, 198
кустистый таллом 170, 172, 173, 175, 181
кустистый таллом 172
лепрозная форма 176
листоватый таллом 170, 171, 172, 173, 175, 182
лихенизированные грибы 13, 14, 71, 169, 170, 172, 174, 176, 177, 178, 180, 182, 184, 204
лихеноиндикация 182, 184
лихенометрия 182
локула 72, 97, 98
ломасома 22, 23
мастигонема 12, 13, 29, 54
мейоз 25, 36, 46, 49, 193
мейоспорангий 100
микобионт 169, 176, 177, 178, 179, 180, 182, 184
миколаминарин 13, 34
микоризные грибы 61, 101, 105, 109, 110, 120, 154, 196, 197, 199
микофилы 110
микофильные виды 55
микофильные грибы 156, 198
микропоровая септа 16
миксоамеба 186, 187, 191, 193, 194, 195
миксофлагелляты 187, 194
мицелиальный тяж 18, 20
мицелий 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 24, 25, 26, 27, 28, 32, 34, 35, 36, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 50, 52, 53, 54, 55, 56, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 68, 70, 71, 72, 74, 77, 80, 81, 83, 84, 85, 87, 89, 92, 95, 96, 97, 100, 101, 102, 104, 105, 113, 117, 135, 136, 137, 139, 146, 148, 149, 150, 152, 153, 155, 158, 161, 163, 167, 196, 197 198, 199
моноцентрический ризомицелий 20, 31, 32
накипный таллом 170, 171, 172, 173
неклеточный мицелий 13, 14, 15, 17, 34, 38, 45, 46, 50, 54, 64, 65, 196
нижняя кора 174, 175
облигатные (обязательные) сапрофиты (сапротрофы) 61, 198
облигатные паразиты 34, 38, 39, 41, 42, 44, 63, 64, 80, 89, 106, 135, 146, 198, 199, 203
общее покрывало 121, 123, 124, 125
оидия 24
оогамия 26, 34, 36, 38, 46, 53, 69
оогоний 26, 27, 32, 34, 36, 38, 39, 41, 42, 43, 52, 53
паразиты 16, 17, 20, 21, 30, 31, 32, 34, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 44, 46, 47, 48, 49, 53, 54, 55, 59, 62, 63, 64, 66, 69, 72, 74, 75, 77, 80, 81, 82, 84, 85, 86, 88, 89, 90, 93, 95, 97, 98, 105, 106, 108, 110, 113, 118, 134, 135, 139, 145, 146,

147, 148, 149, 152, 154, 156, 158, 161, 162, 163, 165, 166, 167, 177, 186, 190, 191, 192, 196, 197, 198, 199, 201, 203
парасексуальный процесс 28, 155
парафиза 76, 77, 89, 92
парентосома 16, 100
паренхима 21, 61, 109, 196, 197
перидий 76, 77, 81, 84, 86, 96, 128, 129, 130, 131, 133, 145
перидиоль 130, 131
периплазма 38, 39, 42
перитеций 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 91, 97, 169, 171, 176, 182
перифиза 76, 89, 137, 139
пикнида 68, 86, 98, 140, 156, 165, 166, 167
пикниоспора 139
пикния 137, 138, 139, 140
плазмогамия 32
плазмодий 30, 31, 185, 186, 187, 188, 190, 191, 193
подвеска 55, 57, 60
полипланетизм 36
полицентрический таллом 49
половое размножение 8, 24, 25, 26, 27, 176
поровый колпачок 16, 100
почвенные грибы 39, 46, 55, 61, 64, 74, 78, 92, 93, 101, 105, 108, 109, 110, 114, 116, 127, 156, 159, 161, 196, 197
пробазидия 106, 135
простая септа 16
прототаллом 169, 177
прототуникатная сумка 70, 71, 76
пряжк 101
пряжка 100, 101, 102, 105, 106, 196
псевдокапиллиций 190
псевдоперидий 139, 144, 145
псевдоплазмодий 185, 193, 194, 195
псевдоподия 193, 194
псевдосклероций 20, 88
псевдотеций 72, 96, 97, 99
рецептакул 89, 133
рецептакулюм 91, 132
рибосома 22, 23, 46, 51, 52, 53
ризина 171, 175
ризомицелий 13, 14, 17, 20, 31, 32, 46, 48, 49, 50
ризоморфа 19, 20, 21, 117
сагеноген 31
сапротроф 30, 31, 32, 34, 38, 39, 41, 42, 46, 53, 55, 61, 65, 72, 74, 78, 82, 84, 85, 86, 89, 92, 93, 95, 98, 101, 105, 106, 108, 109, 110, 113, 114, 116, 117, 118, 119, 120, 124, 127, 131, 134, 151, 154, 158, 159, 161, 162, 163, 165, 166, 177, 186, 187, 188, 190, 193, 194, 196, 197, 198
септа 15, 16, 68, 100, 105, 106, 151, 152, 155, 162
септированный мицелий 15, 42, 65, 68
сердцевина 174, 175
сетчатый плазмодий 13, 30, 31
симбиотроф 61, 72, 105, 120, 154, 169, 177, 178, 180, 182, 184, 196, 204
сифоногамия 49
склероспора 147
склероций 18, 20, 24, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 163, 167, 196
собирательная клетка 49, 50
соматогамия 26, 27, 101, 105, 106, 147
сораль 174, 176
соредий 170, 174,175, 176, 180
сороген 194, 195
сорус 31, 48
сперматизация 106, 135
сперматозоид 26, 34, 52, 53
спермаций 139
спермогоний 137, 139, 140
спора 5, 10, 24, 25, 26, 27, 30, 32, 36, 40, 41, 43, 46, 49, 52, 56, 57, 59, 61, 62, 66, 68, 70, 74, 76, 77, 80, 81, 83, 85, 86, 101, 102, 103, 104, 106, 108, 120, 123, 124, 126, 127, 130, 132, 134, 135, 139, 140, 142, 145, 146, 147, 148, 151, 152, 153, 154, 187, 189, 190, 191, 193, 194, 195, 203
спорангиеносец 25, 38, 39, 40, 41, 42, 56, 57, 58, 59, 60
спорангий 10, 25, 26, 40, 41, 42, 47, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 66, 67, 186, 187, 189, 190, 192, 193, 194
спорангиоль 59, 60, 65
спорангиоспора 25, 54, 55, 59, 65, 66, 67
спорокарп 61, 193
спороношение 24, 34, 63, 68, 69, 79, 82,

85, 86, 91, 98, 99, 100, 104, 135, 137, 138, 139, 140, 142, 145, 155, 156, 158, 162, 163, 164, 167, 169, 176, 196, 198
спорофор 193
спороциста 30, 31
статиспора 102, 105
стеригма 101, 102, 103, 105, 118, 120, 129, 137
столон 48, 56, 57
строма 20, 24, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 94, 95, 97, 154, 167
субстратный мицелий 34, 35, 54
сумка 27, 68, 70, 71, 72, 74, 75, 76, 77, 78, 80, 81, 82, 83, 85, 87, 89, 90, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98 102
суспензор 54, 55, 57
сфацелия 24, 87, 88, 89
телейтоспора 140
телейтоспороношение 140
телеоморфа 25, 100, 155, 156, 168
телиобазидия 104, 105
телиоспора 105, 106, 135, 137, 139, 140, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 196
тетраполярный гетероталлизм 27
тонопласт 23
трама 120, 121, 123, 128, 129
трихогина 26, 68, 69, 81
унитуникатная сумка 70, 71, 75, 76, 77, 78, 89
урединиоспора 138, 139, 140, 142, 143, 144, 145, 146, 147
урединия 139, 140, 145, 146
уредоспора 140
уредоспороношение 140
устоспора 106, 147, 148, 149, 150, 151, 152
фаготрофная стадия 185, 187, 190
факультативный паразит 38, 39, 166, 198
факультативный сапрофит 198
фикобионт 169, 170, 171, 175, 176, 177, 178, 179, 184
филлокладий 174
филлоплазмодий 30
фотобионт 169
фрагмобазидия 105, 106, 137, 151
хемотаксис 35
хитин 5, 8, 9, 11, 12, 13, 21, 22, 29, 32, 34, 44, 46, 54, 63, 65, 66, 68, 89, 100, 201, 203
хищные грибы 64, 156, 197
хламидоспора 24, 163
холобазидия 104, 105, 106
хологамия 27, 32
холокарпический вид 20, 32, 201
ценоцитичность 15
циста 31, 34, 35, 36, 46, 47, 49, 50, 52, 53
цистида 102, 103, 118
цитопласт 23
частное покрывало 121, 123, 124, 125
экзогенная спора 24, 25, 27, 40, 54, 59, 69, 100
экзоперидий 129, 130
экстраматрикальный таллом 20, 32
эктотрофная микориза 108, 109, 196, 197
экто-эндотрофная микориза 109, 196, 197
эндогенная спора 24, 25, 27, 52, 54, 55, 66, 68
эндоперидий 129, 130
эндоплазматическая сеть 22, 23
эндопласт 23
эндотрофная микориза 61, 109, 196, 197
эпибазидия 105, 134
эпигейный лишайник 172, 181, 185
эпилитный лишайник 180, 181
эпифит 162, 197
эпифитный лишайник 173, 181, 185
эпифитотия 30, 41, 162, 199
эталий 190
эукарпический вид 20, 31, 32
эутуникатная сумка 70, 71, 72, 75
эцидиоспора 140
эцидия 140
эций 137, 138, 139, 140, 141, 144, 145, 147
эциоспора 138, 139, 140, 144

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ 3
ГРИБЫ: МЕСТО В СИСТЕМЕ ЖИВОГО МИРА, ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ 5
Строение грибов 14
Вегетативные структуры 14
Клетка 21
Размножение грибов 24
СИСТЕМАТИКА ГРИБОВ 29
Царство Chromista 29
Грибоподобные организмы 29
Отдел лабиринтуломикота, или сетчатые слизевики (Labyrinthulomycota) 30
Класс лабиринтуловые (Labyrinthulomycetes) 30
Класс траустохитридиомицеты (Thraustochytridiomycetes) 31
Отдел гифохитридиомикота (Hyphochytridiomycota) 32
Отдел оомикота (Oomycota) 34
Класс оомицеты (Oomycetes) 34
Порядок сапролегниевые (Saprolegniales) 34
Порядок пероноспоровые (Peronosporales) 38
Порядок лептомитовые (Leptomitales) 42
Порядок лагенидиевые (Lagenidiales) 44
Царство Настоящие грибы (Fungi, Mycota, Mycetalia) 44
Отдел хитридиомикота (Chytridiomycota) 46
Класс хитридиомицеты (Chytridiomycetes) 46
Порядок хитридиевые (Chytridiales) 46
Порядки бластокладиевых (Blastocladiales) и моноблефаридовых (Monoblepharidales) 50
Порядок неокаллимастиговые (Neocallimastigales) 54
Отдел зигомикота (Zygomycota) 54
Класс зигомицеты (Zygomycetes) 55
Порядок мукоровые (Mucorales) 55
Порядок эндогоновые (Endogonales) 60
Порядок гломовые (Glomerales) 61
Порядок энтомофторовые (Entomophthorales) 62
Порядок зоопаговые (Zoopagales) 64
Класс трихомицеты (Trichomycetes) 65
Порядок харпелловые (Harpellales) 65
Порядок аселлариевые (Asellariales) 65
Порядок эккриновые (Eccrinales) 66
Порядок амебидовые (Amoebidales) 66
Отдел Аскомикота, или сумчатые грибы — Ascomycota 68
Класс археаскомицеты — Archaeascomycetes 72
Порядок тафриновые — Taphrinales 72

Класс гемиаскомицеты, или голосумчатые — Hemiascomycetes 74
Порядок сахаромицетовые — Saccharomycetales 74
Класс эуаскомицеты, настоящие сумчатые, или плодосумчатые —
Ascomycetes (Euascomycetes) 76
Плектомицеты 77
Порядок эвроциевые — Eurotiales.. 78
Пиреномицеты 80
Порядок эризифовые, или настоящие мучнисторосяные —
Erysiphales 80
Порядок микроасковые — Microascales 82
Порядок Сордариевые — Sordariales 85
Порядок ксиляриевые — Xylariales 86
Порядок гипокрейные — Hypocreales 86
Порядок спорыньёвые, или клавицепсовые — Clavicipitales 87
Порядок лабульбениевые — Laboulbeniales 89
Дискомицеты 90
Порядок леоциевые (гелоциевые) — Leotiales (Helotiales) 91
Порядок пециниевые — Pezizales 93
Порядок ритизмовые — Rhytismatales 95
Порядок трюфелевые — Tuberales 96
Класс локулоаскомицеты — Loculoascomycetes (= Dothideomycetes) ... 97
Порядок Мириангиевые — Myriangiales 98
Порядок дотидейные — Dothideales 98
Порядок плеоспоровые — Pleosporales 99
Отдел Базидиомикота — Basidiomycota.. 100
Класс базидиомицеты (Basidiomycetes) 106
Подкласс гомобазидиомицеты — Homobasidiomycetidae 106
Гименомицеты 107
Группа афиллофороидные гименомицеты 113
Порядок телефоровые — Thelephorales 114
Порядок ежовиковые или герициевые — Hericiales 114
Порядок трутовиковые или полипоровые — Polyporales (Poriales) .. 114
Семейство рогатиковые — Ramariaceae 116
Семейство спарассиевые — Sparassidaceae 116
Семейство мерулиевые — Meruliaceae 117
Семейство трутовиковые — Polyporaceae (Poriaceae)........................ 118
Семейство фомитопсидные — Fomitopsidaceae 119
Порядок кантарелловые или лисичковые — Cantharellales 120
Группа агарикоидные гименомицеты 121
Порядок болетовые — Boletales 123
Порядок пластинчатые или агариковые — Agaricales 123
Семейство шампиньоновые или агариковые — Agaricaceae 123
Семейство навозниковые — Coprinaceae 124
Семейство рядовковые — Tricholomataceae...................................... 124

Семейство паутинниковые — Cortinariaceae ... 125
Порядок мухоморовые — Amanitales ... 126
Порядок сыроежковые — Russulales ... 126
Гастеромицеты (гастероидные базидиомицеты) ... 127
Порядок дождевиковые — Lycoperdales ... 129
Порядок ложнодождевиковые — Sclerodermatales ... 131
Порядок гнездовковые — Nidulariales ... 131
Порядок весёлковые, или фаллюсовые — Phallales ... 132
Подкласс гетеробазидиомицеты — Heterobasidiomycetidae ... 134
Класс урединиомицеты — Urediniomycetes ... 135
Порядок ржавчинные — Uredinales ... 135
Класс устилягиномицеты — Ustilaginomycetes ... 147
Порядок Головнёвые — Ustilaginales ... 148
Порядок экзобазидиальные — Exobasidiales ... 152
Анаморфные, несовершенные, или митоспоровые грибы ... 155
Семейство туберкуляриевые — Tuberculariaceae ... 162
Семейство стильбелловые — Stilbaceae ... 163
Класс Coelomycetes ... 163
Порядок Меланкониевые ... 163
Семейство меланкониевые — Melanconiaceae ... 163
Порядок сферопсидные — Sphaeropsidales или пикнидиальные — Pycnidiales ... 165
Семейство сферопсидные — Sphaeropsidaceae ... 166
Класс Агономицеты — Agonomycetes ... 167
Лишайники, или лихенизированные грибы ... 169
Грибы и водоросли лишайников ... 169
Морфология и анатомия лишайников ... 170
Размножение лишайников ... 175
Обмен веществ в лишайнике. Характер взаимоотношений мико- и фикобионтов. Лишайниковые вещества ... 177
Экологические группы лишайников ... 180
Систематика лишайников ... 182
Значение лишайников ... 184
Царство Protozoa ... 185
Миксомицеты или слизевики ... 185
Отдел Миксомицеты — Myxomycota ... 186
Класс миксомицеты (миксогастровые) — Myxomycetes (Myxogasteromycetes) ... 187
Отдел плазмодиофоровые — Plasmodiophoromycota ... 190
Отдел Диктиостелиевые — Dictyosteliomycota ... 193
Отдел Акразиевые — Acrasiomycota ... 194

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ 196
ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ 199
РЕТРОСПЕКТИВА ВЗГЛЯДОВ И ГИПОТЕЗ ОБ ОБЪЁМЕ, ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ В КОНЦЕ XX – НАЧАЛЕ XXI ВЕКА 201
ЛИТЕРАТУРА 205
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ 208
УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ 213

Книги Товарищества научных изданий КМК

БИОЛОГИЯ

СЕРИЯ «ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФЛОРЕ И ФАУНЕ РОССИИ»

Ивы европейской части России [Вып.5]. *Е.Т. Валягина-Малютина. 2004. 217 с. Формат 170 х 242 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.*

Булавоусые чешуекрылые Северной Азии [Вып.4]. *Ю.П. Коршунов. 2002. 424 с. с портр., илл. Формат 170 х 244 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.*

Наземные звери России. Справочник-определитель. [Вып.2]. *И.Я. Павлинов и др. 2002. 298 с. Формат 170 х 244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.*

Также планируется: ***В.А. Кривохатский, С.Я. Цалолихин*** (ред.). **Определитель пресноводных беспозвоночных России** в 8 томах; ***Ф.А. Чепик.*** **Определитель деревьев и кустарников;** ***В.Э. Скворцов.*** **Атлас-определитель сосудистых растений таёжной зоны Европейской России;** ***А.Д. Михеев.*** **Определитель растений Кавказских Минеральных Вод;** ***А.Л. Львовский, Д.В. Моргун.*** **Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы;** ***А.С. Зернов.*** **Флора Северо-Западного Кавказа;** ***Е.Т. Валягина-Малютина.*** **Деревья и кустарники зимой.** 2-е изд. (*в печати*); ***Л.В. Аверьянов, А.Л. Буданцев, Д.В. Гельтман и др.*** **Иллюстрированный определитель сосудистых растений Ленинградской области** (*подготовлено к печати*).

ПРОЧИЕ ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФЛОРЕ И ФАУНЕ

Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. *К.В. Киселёва, В.С. Новиков, Н.Б. Октябрёва, А.Е. Черенков. 2004. 175 с., цв. фото. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 130 руб.*

Иллюстрированое руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России. *В.Э. Скворцов. 2004. 506 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 220 руб.*

Растения средней полосы Европейской России. Полевой атлас. *И.А. Шанцер. 2004. 423 с., цв. фото, бум. мелов. Ил. 690. Формат 120 х 165 мм. В обл. — Цена 250 руб.*

Флора Восточной Европы. Том 11. *Н.Н. Цвелев (ред.). 2004. 535 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.*

Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 3. *И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. 2004. 520 с. Формат 210 х 295 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб.*

Определитель грибов России. Дискомицеты. Вып.1. Копротрофные виды. *В.П. Прохоров. 2004. 255 с. Формат 145 х 218 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.*

Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 2. *И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. 2003. 665 с. Формат 210 х 295 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб.*

Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 1. *И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. 2002. 526 с. с портр. Формат 210 х 295 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб.*

Также планируется: ***П.Ф. Маевский.*** **Флора Средней России.** 10-е изд.; ***Е.А. Коблик, Е.Н. Курочкин.*** **Атлас птиц Европейской России;** ***Н.Н. Марфенин, С.А. Белорусцева.*** **Атлас беспозвоночных Белого моря** (*в печати*).

СЕРИЯ «РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНЫХ»

Мамонт. [Вып.3]. *А.Н. Тихонов. 2005. 90 с., цв. вкл. Формат 145 х 205 мм. — Цена 50 руб.*

Городские комары, или «дети подземелья». [Вып.2]. *Е.Б. Виноградова. 2004. 96 с., цв. вкл. Формат 145 х 205 мм. — Цена 50 руб.*

Гидра: от Абраама Трамбле до наших дней. [Вып.1]. *С.Д. Степаньянц, В.Г. Кузнецова, Б.А. Анохин. 2003. 101 с. + цв.вкл. Формат 145 х 205 мм. — Цена 50 руб.*

Также планируется: ***В.А. Паевский.*** **Пернатые многоженцы** (*в печати*).

УЧЕБНИКИ ДЛЯ ВУЗОВ

Малый практикум по зоологии беспозвоночных. *И.А. Тихомиров, А.А. Добровольский, А.И. Гранович. 2005. 304 с., 14 ч/б вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.*

Основы биогеографии. *В.Г. Мордкович. 2005. 236 с., 1 цв. вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.*

Введение в экологию (подходы и методы). *Е.А. Нинбург. 2005. 138 с. Формат 140 х 198 мм. В обл. — Цена 60 руб.*

Биология дрожжей. *И.П. Бабьева, И.Ю. Чернов. 2004. 221 с., бум. мелов. Формат 140 x 203 мм. В обл. — Цена 100 руб.*

Лекции о клеточном цикле. *О.И. Епифанова*. 2-е изд. *2003. 160 с. Формат 140 x 200 мм. В обл. — Цена 70 руб.*

Развитие эволюционных идей в биологии. *Н.Н. Воронцов*. 2-е изд. *2004. 432 с. Формат 145 x 210 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.*

Также планируется: ***В. Вестхайде, Р. Ригер*** (ред.). **Руководство по зоологии. Беспозвоночные** (пер. с нем.); ***Д. Футуяма.*** **Эволюционная биология.** Пер. с англ.; ***И.А. Тихомиров*** (СПбГУ). **Малый практикум по зоологии беспозвоночных** (часть 2); ***И.В. Бурковский.*** **Морская биоценология;** ***А.В. Чесунов.*** **Морская нематология.**

СЕРИЯ «СОВРЕМЕННАЯ ОТЕЧЕСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ»

Избранные труды. Организм, геном, язык. ***Б.М. Медников.*** *2005. 452 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 220 руб.*

Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. *В.В. Жерихин. 2003. vi + 542 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 220 руб.*

Также планируется: ***А.П. Расницын***. **Избранные труды по палеоэнтомологии** (*в печати*); ***С.М. Разумовский.*** **Избранные труды;** ***А.С. Раутиан.*** **Избранные труды по теории эволюции;** ***С.В. Мейен.*** **Избранные труды по типологии.**

СПРАВОЧНЫЕ ИЗДАНИЯ

Биологический факультет МГУ. *А.И. Нетрусов и др. (ред.). 2005. 242 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 180 руб.*

Знаки, символы, языки (коммуникация в царстве животных и в мире людей). *Е.Н. Панов*. 5-е изд. *2004. 496 с., в тв. перепл. Формат 145 x 210 мм. — Цена 200 руб.*

Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. *Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). 2005. 308 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 150 руб.*

Каталог моллюсков России и сопредельных стран. *Ю.И. Кантор, А.В. Сысоев. 2005. 627 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 300 руб.*

Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. *А.Ф. Алимов, С.Д. Степаньянц (ред.). 2004. 318 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 150 руб.*

Каталог типовых образцов сосудистых растений Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). часть 1 (Япония и Корея). *В.И. Грубов (ред.). 2004. 188 с., ил. Формат 140 x 205 мм. В обл. — Цена 80 руб.*

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. 2-е изд. русск. пер. *2004. 223 с. Формат 143 x 213 мм. — Цена 70 руб.*

Биология гидротермальных систем. *А.В. Гебрук (ред.). 2002. 543 с. с цв. вкл., в тв. перепл. Формат 210 x 260 мм. — Цена 300 руб.*

Также планируется: ***Г.Ю. Любарский.*** **Эволюция зоологии. История одного музея;** ***С.Л. Кузьмин, Д.В. Семенов.*** **Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России.**

НАУЧНЫЕ МОНОГРАФИИ

Ископаемые цветковые растения. Том 4. Nyctaginaceae – Salicaceae. *Л.Ю. Буданцев (ред.). 2005. 466 с., бум. офсетн. и мелов. Формат 228 x 295 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб.*

Китайская восковая пчела на Дальнем Востоке России. *В.Н. Кузнецов. 2005. 111 с., бум. мелов., цв. фото. Формат 148 x 215 мм. В обл. — Цена 100 руб.*

Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. *Б.Р. Стриганова, Н.М. Порядина. 2005. 238 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.*

Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения. *Л.Г. Бязров. 2005. 476 с. Формат 150 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.*

Полорогие *А.А. Данилкин.* (серия «Млекопитающие России и сопредельных регионов»). *2005. 550 с., цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.*

Земноводные российского Дальнего Востока. *С.Л. Кузьмин, И.В. Маслова. 2005. 434 с., цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.*

Введение в современную филогенетику. *И.Я. Павлинов. 2005. 391 с. Формат 148 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.*

Трансформационная типологическая систематика. *Б.П. Захаров. 2005. 164 с. Формат 145 х 210 мм. В обл. — Цена 60 руб.*
Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. *А.К. Скворцов. 2005. 293 с. с портр. Формат 148 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.*
Анатомия коры розоцветных (Rosaceae): разнообразие, эволюция, таксономическое значение. *Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. 2005. 264 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.*
Биология возбудителя описторхоза. *С.А. Беэр. 2005. 336 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.*
Проблемы теоретической морфологии и эволюции растений. *Н.Н. Цвелев. 2005. 407 с. с цв. портр. Формат 145 х 218 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.*
Ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). *Н.М. Коровчинский. 2004. 410 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.*
Атлас волос млекопитающих. *О.Ф. Чернова, Т.Н. Целикова. 2004. 429 с., бум. мелов. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.*
Почвы, биогеохимические циклы и биосфера. Развитие идей Виктора Абрамовича Ковды. К 100-летию со дня рождения. *Н.Ф. Глазовский (отв. ред.). 2004. xii + 403 с. с портр. и ч/б фото. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.*
Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. *Н.Г. Богуцкая, А.М. Насека. 2004. 389 с. с вложенным лазерным диском. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.*
Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. *А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая (ред.). 2004. 436 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.*
Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. *Е.Н. Иерусалимов. 2004. 263 с. Формат 148 х 213 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.*
Морфогенез и эволюция. *В.Г. Черданцев. 2003. 360 с. Формат 145 х 205 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.*
Головохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового Океана (Определитель морской фауны). *А.В. Адрианов, В.В. Малахов. 1999. 328 с., бум. мелов. Формат 205 х 285 мм. В обл. — Цена 150 руб.*
Приапулиды: строение, развитие, филогения и система. *А.В. Адрианов, В.В. Малахов. 1996. 268 с., бум. мелов. Формат 210 х 285 мм. В обл. — Цена 150 руб.*
Также планируется: ***О.Н. Кабаков.* Жуки трибы Onthophagini** (*подготовлено к печати*); ***В.Б. Куваев.* Флора субарктических гор Евразии; *В.А. Зайцев.* Позвоночные животные северо-востока центрального региона России; *Л.А. Кутикова.* Бделлоидные коловратки фауны России** (*в печати*); ***В.Е. Гохман.* Кариотипы паразитических перепончатокрылых** (*в печати*); ***Ю.Б. Бызова.* Дыхание почвенных беспозвоночных; *О.Т. Русинек.* Паразиты рыб озера Байкал; *С.Н. Шереметьев.* Травы на градиенте влажности** (*в печати*); ***А.М. Амирханов.* Растительность Северо-Осетинского заповедника.**

ГЕОГРАФИЯ, ПУТЕШЕСТВИЯ

Многоликая география. Развитие идей Иннокентия Петровича Герасимова (к 100-летию со дня рождения). *Н.Ф. Глазовский (ред.). 2005. 357 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.*
Устойчивое развитие сельского хозяйства и сельских территорий. Зарубежный опыт и проблемы России. *Н.Ф. Глазовский (ред.). 2005. 615 с. Формат 167 х 238 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.*
В тростниках Прибалхашья (Жизнь и приключения ссыльного натуралиста 1941–1946 гг.). *Б.К. Штегман. 2004. 208 с. с портр. Формат 140 х 203 мм. — Цена 60 руб.*
Пятеро на Рио-Парагвай. Документальная повесть. *В.Н. Танасийчук. 2003. 253 с. + ч/б фото. Формат 143 х 213 мм. — Цена 70 руб.*
Также планируется: ***Л.И. Москалев.* Мэтры глубин** (*в печати*).

ИСТОРИЯ

Морфология истории: сравнительный метод и историческое развитие. *Г.Ю. Любарский. 2000. 449 с. в тв. перепл. Формат 143 х 214 мм. — Цена 80 руб.*

СЕРИЯ «МИР. ХАОС. ПОРЯДОК»

Хрупкий баланс: четыре века борьбы за господство в Европе. *Л. Дехийо.* Пер. с англ. *2005.*

314 с. в тв. перепл. Формат 170 х 240 мм. — Цена 200 руб.
Планируется: ***А. Донде.*** **Нервные люди (очерки об интеллигенции)** (*подготовлено к печати*); ***И. Валлерстайн.*** **Исторический капитализм.** Пер. с англ.; ***В. Брюханов.*** **Трагедия России: цареубийство 1 марта 1881 года** (*подготовлено к печати*).

СЕРИЯ «СФЕРА ЕВРАЗИИ»
Опыт истории Евразии. Звенья русской культуры *Г.В. Вернадский. 2005. 339 с., в тв. перепл. Формат 170 х 240 мм. — Цена 200 руб.*
Тибет и Далай-Лама. 2-е изд. *П.К. Козлов. 2004. 137 с. , в тв. перепл. Формат 170 х 240 мм. — Цена 200 руб.*
Легендарный барон: неизвестные страницы гражданской войны. *С.Л. Кузьмин (сост.). 2004. 336 с., в тв. перепл. Формат 170 х 240 мм. — Цена 250 руб.*
Барон Унгерн в документах и мемуарах. *С.Л. Кузьмин (сост.). 2004. 661 с., в тв. перепл. Формат 170 х 240 мм. — Цена 350 руб.*
Планируется: **История в трудах ученых лам** (*в печати*); ***И.И. Ломакина.*** **Монгольская столица – старая и новая** (*подготовлено к печати*).

Заказать эти и другие издания изд-ва КМК можно по адресу:
123100 Москва, а/я 16 изд-во КМК
Комп. почта: kmk2000@online.ru
Интернет: http://webcenter.ru/~kmk2000 (аннотации изданных книг)
Факс: (495) 203-2717

Научное издание

Лидия Васильевна ГАРИБОВА,
Светлана Николаевна ЛЕКОМЦЕВА

ОСНОВЫ МИКОЛОГИИ:
Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов

Учебное пособие

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2005. 220 с.

Редактор издательства К.Г. Михайлов.
Редактор И.Б. Морзунова

Для заявок:
123100 Москва а/я 16, изд-во КМК
или:
kmk2000@online.ru
см. также
http://webcenter.ru/~kmk2000

Отпечатано в ППП “Типография “Наука” 121099 Москва, Шубинский пер., 6.
Подписано в печать 26.12.2005. Заказ № 2499.
Формат 70×100/16. Объем 14 печ.л. Бум. офсетная. Тираж 2000 экз.

[illegible]ва, [illegible]логия и с[illegible] матика грибов и грибоп[illegible]ов. Учебное пособие. Москва: Товарищество научных изданий КМ[illegible]

Учебное пособие включает совре[illegible]нные представления [illegible]троении, системати[illegible]ке и филогении грибов и грибоп[illegible]обных организмов. О[illegible]ается их место в си[illegible]ира. В п[illegible]ичные [illegible]ионные пр[illegible]льн[illegible] ны[illegible]низмо[illegible]ектива вз[illegible]нии, ф[illegible]гении [illegible]тематике [illegible]

По[illegible]ие предназначе[illegible]ов и преподавателей кафедр ботаники, микологии и экологии уни[illegible]льск[illegible]зяйственных, м[illegible]цинских и [illegible]узо[illegible]ециалистов в о[illegible]сти [illegible]отехнологии, фитопа[illegible]цинской мик[illegible]есного хозяйства.

Рекомендовано в качестве учебного пособия
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию РФ



